ERGÄNZUNGEN
ZUR
ENTWICKLUNGSGESCHICHTE
VON
ISOËTES LACUSTRE L.

Mit 18 Abbildungen im Text und Tafel I—III.

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Philosophischen Fakultät
der Universität Marburg

vorgelegt von

Johanna Liebig
aus Hagen i. W.

Marburg 1931

Als Dissertation angenommen am 12. November 1930.
Berichterstatter: Herr Professor Dr. P. Clausen.
Tag der mündlichen Prüfung: 12. November 1930.

Gedruckt mit Genehmigung der Hohen Philosophischen Fakultät Marburg.

Diese Arbeit erscheint unter dem gleichen Titel in: „Flora", Bd. 125, Heft 3/4
im Verlag von G. Fischer in Jena

ERGÄNZUNGEN
ZUR
ENTWICKLUNGSGESCHICHTE
VON
ISOËTES LACUSTRE L.

Mit 18 Abbildungen im Text und Tafel I—III.

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Philosophischen Fakultät
der Universität Marburg

vorgelegt von

Johanna Liebig
aus Hagen i. W.

Marburg 1931

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Inhalt:

	Seite
Historisches	321
Technisches	323
Isoëtes lacustre L., Ergänzungen zur Kenntnis:	
I. der Wurzeln	325
II. des Sprosses	330
1. der Achse	330
2. a) des Blattes	335
b) der Mikrosporenkeimung	341
c) der Makrosporenkeimung	348
Zusammenfassung	352
Literaturverzeichnis	353
Erklärungen zu den Tafeln I—III	357
Vergrößerungstabelle	358

Historisches.

Die älteste mir zugängliche und für diese Untersuchungen über Isoëtes lacustre in Frage kommende Arbeit ist die von Tausch (1819). Neben vielen zutreffenden Beobachtungen über das Vorkommen und die Morphologie der Pflanze enthält sie eine Anzahl irriger Angaben, die sich aus dem damaligen Stand der Naturwissenschaft und aus den dem Autor zu Gebote stehenden Mitteln erklären. Die Bilder und Beschreibungen von Bischoff (1828) verbessern die Kenntnis der Morphologie und Anatomie von Isoëtes. Er nennt die Mikrosporen „nackte Staubkörner" und ist im Zweifel, ob ihre Funktion befruchtender Natur sei, oder ob sie „Brutkörner" darstellen, das heißt in unserer heutigen Sprache, ob sie gametophytischen oder sporophytischen Charakter haben. Auch De Candolle (1828) fragt nach der Bedeutung der beiden Sporenarten. Er gibt für die Blätter von Isoëtes lacustre (Fig. 27) Spaltöffnungen an und bezeichnet die Ligulen als „Deckblätter". Fast 20 Jahre später führt von Mohl (1845) die Morphologie und Anatomie des Stammes um ein Beträchtliches weiter. Er findet die Unterscheidung, die De Candolle macht zwischen „primitiven Wurzeln, welche am unteren Teile des Stammes sitzen, und Adventivwurzeln, welche aus den Seitenwurzeln hervorkommen" (S. 123), grundlos. A. Braun (1847) sieht die Wurzeln als Seitenfurchen einer bloß nicht verlängerten Hauptwurzel an. Zu gleicher Zeit untersucht Mettenius (1847) die Ligula, der er den Namen „Schuppe" gibt. Er sagt, daß sie sowohl sterilen als auch fertilen Blättern eignet und mit großer Basis zwischen den „Spiralfasern" des Blattes inseriert ist

Ihre Entwicklung läuft im Jugendzustand der Blattentwicklung voraus. 1848 beschäftigt sich Müller mit der Keimung von Isoëtes lacustre. Da er die Makrosporen nur im Stadium des Prothalliums kennt, kommt er dazu, Isoëtes als eine ungeschlechtliche Pflanze zu beschreiben. Den Inhalt der Sporen hat er als Stärke und Öl richtig erkannt (S. 16), doch ist die Bezeichnung des Saugfußes des Embryo als „Reservoir" nicht ganz zutreffend. Mettenius (1850) arbeitet über die Anlage der Archegone beim „Proembryo", wie er die zum Prothallium umgewandelte Spore nennt, und über die Entwicklung der Spermatozoiden in den Mikrosporen, deren Bau er infolge der unzureichenden Optik verkennen mußte. Er setzt das Entstehen der „Spiralfäden" in Beziehung zu den Reservestoffen, „Bläschen" (S. 18, Fig. 8a, b, c, d, Fig. 9), während er die Kerne und ihre Umgestaltung übersieht. Zeitlich folgt nun die Arbeit von Hofmeister (1855). Sie übertrifft an Ausführlichkeit und Zuverlässigkeit alle vorhergehenden. Hofmeister verfolgt den Werdegang von Isoëtes lacustre von der Makrospore bis zur alten Pflanze. Dadurch wird die Darstellung sehr übersichtlich. Nicht alle Angaben stimmen mit den Tatsachen überein. Zum Beispiel durchschaut er die Vorgänge in der Mikrospore bei der Keimung nicht recht, und er vermutet im Scheitel des Stammes eine Scheitelzelle. Doch sind diese Irrtümer mit den modernen Hilfsmitteln leicht als solche zu erkennen. Die vorliegenden Untersuchungen werden wiederholt an Hofmeisters Ausführungen anknüpfen. A. Braun (1863) geht auf die Blätter ein. Er findet an Isoëtes-Arten der Insel Sardinien „Spaltöffnungen längs der Lufthöhlen" (S. 587), erkennt die Zellen der Diaphragmen als „plattgedrückt-sternförmig" und nähert sich mit der Beschreibung der Ligula, die mit der Hofmeisters übereinstimmt (1855, S. 135), dem wahren Tatbestande. Gay (1863) stellt die Namen zusammen, die Isoëtes lacustre im Laufe der Zeit gehabt hat. Mettenius (1867) schildert den exzentrischen Bau des Wurzelquerschnitts, den auch schon Hofmeister (1855) erwähnt. In demselben Jahr erscheint eine Arbeit von Roze (1867) über die Spermatozoiden (anthérozoides). Seine Ergebnisse (Figg. 18, 19, 20) stimmen mit neueren nicht überein, besonders was die Länge und Verteilung der Geißeln anbelangt. In seiner „Allgemeinen Morphologie der Gewächse" äußert sich Hofmeister (1868) über die Dichotomie der Wurzel und die Wachstumsvorgänge am Vegetationspunkt. Nägeli und Leitgeb (1868) behandeln das Thema „Entstehung und Wachstum der Wurzeln" eingehender. Sie kommen zu dem Schluß, daß die Wurzeln mit zweischneidiger Scheitelzelle wachsen, „nicht durch zwingende positive Tatsachen, nicht durch unwiderlegliche Wahrnehmung dieser Scheitelzelle", sondern „weil die übrigen denkbaren Annahmen aufgegeben werden mußten". Die Wachstumsweise der Wurzeln wurde dann klargestellt durch Bruchman (1874). Er bezeichnet (S. 555) die erste Wurzel als axial und vergleichbar mit der „Haupt- oder Pfahlwurzel" der Phanerogamen", nur unterschieden von dieser durch ihre exogene Entstehung. Die erste Seitenwurzel wird „seitwärts an der Keimaxe und endogen" (S. 558) angelegt. Ihr Plerom leidet sich her aus einer einzelnen Zelle, der Plerom-Initialen. Es wird umgeben von der inneren, das Ganze wieder von der äußeren Rinde, der an der Wurzelspitze noch die Hauben vorgelagert sind. An die Ergebnisse Bruchmanns über den Bau der Wurzel schließen sich die meinen bestätigend und ergänzend an. De Bary (1877) fügt zur Blattkenntnis einiges hinzu. Er bespricht die schizogene Entstehung der Interzellularräume (S. 223) und den Bau der Diaphragmen (S. 227). Der Beweis für die Richtigkeit seiner Behauptung soll in diesen Untersuchungen durch die notwendigen Figuren erbracht werden. Engelmann (1881) betont in der Arbeit „The genus

Isoëtes in North America", daß sich die submersen Formen (Isoëtes echinosporum u. a.) von den europäischen unterscheiden durch den Besitz von — wenn auch nur wenigen — Spaltöffnungen. An diese Bemerkung knüpfe ich an mit der Wiedergabe von Bildern, die Material aus dem Titisee darstellen, das Spaltöffnungen besitzt. Im gleichen Jahr publiziert Janczewski (1881) seine Untersuchungen über die Siebröhren, in denen auch Isoëtes berücksichtigt ist, und Kienitz-Gerloff (1881) seine Beobachtungen über Archegonbildung und Embryoentwicklung. Belajeff (1885) klärt die Frage der Mikrosporenkeimung. Seine Figuren jedoch sind mißverständlich. Die vorliegende Arbeit bestätigt seine Ausführungen im Text durch ergänzende Tafeln. Caspary (1878, S. 40/41) sei erwähnt, weil er eine gute Zusammenstellung der Unterscheidungsmerkmale von Isoëtes lacustre und Isoëtes echinosporum gibt. Die Beschreibung der „ersten Keimungsstadien der Makrospore von Isoëtes echinospora Durieui" bei Campbell (1890) stimmt überein mit meinen Beobachtungen an Schnitten und am Totalobjekt von Isoëtes lacustre. Lignier (1895) versucht entgegen früheren Annahmen, die Ligula als zum Blatt gehörig und aus der Epidermis entstanden anzusehen. Fitting (1900) arbeitet über die Sporenhäute, deren starke Verkieselung er feststellt, und untersucht die Sporen auf den Gehalt an Reservestoffen. Interessant sind die Studien von Shibata (1905) über die Chemotaxis der Isoëtes-Spermatozoiden, deren Ergebnis besagt, daß die Spermatozoiden auf minimale Mengen von Na-, K-, Am- und Ca-Malat reagieren. Mager (1907) gibt in seinen Beiträgen „zur Anatomie der physiologischen Scheiden der Pteridophyten" Ergänzungen zur anatomischen Kenntnis von Isoëtes. Stokey (1909) beschäftigt sich eingehend mit der Anatomie verschiedener Isoëtes-Arten, jedoch nicht mit Isoëtes lacustre. Die Bilder zur Blattanatomie in der vorliegenden Arbeit sollen die Lücke ausfüllen. Über den Stamm von Isoëtes arbeitet Lang (1910 und 1915). Er reproduziert Längs- und Querschnittbilder zur Anatomie und Schemata zur Darstellung des Wachstumsmodus des Isoëtes-Stammes. Seine Ausführungen schließen sich an die erwähnte Bemerkung von Braun (1847) an. Meine Arbeit soll die Kenntnis der Anatomie der Pflanze mit Hilfe körperlicher Darstellung der Wurzeln, des Stammes und der Blätter vervollständigen. Im Jahre 1922 erscheint eine systematische Arbeit von Pfeiffer, der eine ausführliche Geschichte der Namengebung (S. 79—83) vorangeht. Der morphologische Teil (S. 84—91) enthält die Bemerkung, daß die Diaphragmenbildung in den Blättern von oben nach unten vor sich geht unter Auflösung der Mittellamellen an den Rißstellen. Auch diese Frage möchte ich näher behandeln. Weber (1922) studiert die Anatomie des Stammes und die Systematik der Gattung Isoëtes. Fujii (1925) beobachtet die „Entlassung der Spermatozoiden von Isoëtes" und findet, daß sie abhängig ist vom Gehalt des Wassers an ungesättigten Kohlenwasserstoffen wie Acetylen und Aethylen. 1926 erscheint eine zusammenfassende Arbeit „Über die systematische Stellung der Isoëtaceen" von Grenda.

Technisches.

Das erste Material von Isoëtes lacustre verdanke ich Herrn Professor Clausen, der es im Herbst 1926 am Westende des Titisees im Schwarzwald sammelte und in Marburg fixieren ließ.

Am 2. April 1928 entnahm ich an derselben Stelle unterhalb der beiden Hotels in einer Tiefe von rund 1,5 m Pflanzen, die im Versuchshaus des botanischen Instituts in Aquarien von 25 × 25 cm lichter Weite und 48 cm Höhe weiterkultiviert wurden.

Die Aquarien wurden mit einer Schicht von etwa 5 cm Rasenerde und 1 cm Sand beschickt, die Pflanzen eingesetzt und die freien Sandstellen mit kleinen Kiesel- und Sandsteinen belegt. Darüber stand Leitungswasser etwa 40 cm hoch. Die Aquarien hatten einen Platz, an dem sie niemals der grellen Sonne ausgesetzt waren. Nach je 4—6 Wochen wurde der entstandene dicke Algenbesatz entfernt, das Wasser abgelassen und durch frisches ersetzt. Im Februar jedes Jahres erneuerte ich auch Erde, Sand und Steine. Die Pflanzen hielten sich gut und erzeugten im Jahre 1929 Sporen. An den Mikrosporen dieser Vegetationsperiode untersuchte ich die Keimung.

Die Sporen der im Frühjahr 1928 gesammelten Pflanzen wurden in flachen großen Petrischalen (Höhe 5 cm, Durchmesser 15 cm) auf einem Boden aus einer etwa 1 cm dicken Schicht von Rasenerde und einer dünnen Sandschicht ausgesät, über der Leitungswasser etwa 3 cm hoch stand. Auf den ziemlich hell beleuchteten Tischen des Versuchshauses keimten sie nicht, dagegen bald an meinem an einem Südfenster gelegenen Arbeitsplatz in gedämpftem Licht. Die entstandenen Embryonen wurden umgepflanzt in eine 12 cm tiefe und 25 cm weite Schale mit 2 cm Erde, einer dünnen Schicht Sand und kleinen Steinen und im Versuchshaus kultiviert. Die daraus erwachsenen Pflanzen haben das Material für die vorliegende Arbeit geliefert.

Um die Wurzelhaare unverdeckt von Erde beobachten zu können, setzte ich auch Pflanzen in Nährlösung. In Meyerscher Nährlösung gingen sie schnell ein, obwohl sehr verschiedene Konzentrationen ausprobiert wurden. Der Versuch gelang aber mit Knopscher Lösung

(auf 1000 ccm aqua dest.
1,0 g $Ca(NO_3)_2$
0,25 g KCl
0,25 g $MgSO_4$
0,25 g KH_2PO_4 und eine
Spur $FeCl_3$),

die ich schließlich in fünf verschiedenen Konzentrationen gebrauchte:

I. 160 ccm aqua dest. + 40 ccm Knopsche Lösung,
II. 165 „ „ „ + 35 „ „ „ „
III. 175 „ „ „ + 25 „ „ „ „
IV. 180 „ „ „ + 20 „ „ „ „
V. 185 „ „ „ + 15 „ „ „ .

Mit der zweiten und dritten hatte ich den besten Erfolg. Die Pflanze in Nährlösung V ging nach einem halben Jahr ein. Die Pflanzen in den Lösungen I und IV starben eineinhalb Monate später ab, während die Pflanzen in den Lösungen II und III sich jetzt (nach 16 Monaten) noch in sehr gutem Zustande befinden.

Eine Parallelreihe verhielt sich ähnlich.

Die Lösungen wurden immer nach einigen Wochen erneuert, im Winter seltener, mit dem beginnenden Frühjahr jeden Monat einmal. Die Glaszylinder von rund 4,5 cm lichter Weite und 20 cm Höhe, gefüllt mit 220 ccm Flüssigkeit, waren unten mit einem 7 cm hohen schwarzen Papierkragen umgeben und standen auf mattem, schwarzem Papier, damit die Wurzeln dem Licht möglichst entzogen seien. Die Zylinder stehen auf schattigen Fensterbänken eines Arbeitsraumes mit Südlage.

Als bestwirkendes Fixierungsmittel zeigte sich ein Gemisch von Chromsäure-Eisessig (Chromsäure 1 g, Eisessig 3 g, dest. Wasser 96 g), das nach einer Fixierungsdauer von 24 Stunden mit fließendem Wasser einen halben bis einen ganzen Tag

ausgewaschen wurde. Das Material wurde dann durch die Alkoholstufen (von 25%igem Alkohol ab) in reines Xylol gebracht und in Paraffin mit dem Schmelzpunkt 52° eingebettet. Stämme und ungekeimte Sporen blieben einen Monat im Thermostaten, Blätter, Wurzeln, Embryonen und Mikroprothallien wenige Tage bis 2 Wochen. Die Mikrotomschnitte, die mit einem Mikrotom von Miehe hergestellt wurden, hatten je nach dem zu schneidenden Objekt verschiedene Dicke. Stamm-, Blatt- und Embryonenschnitte erhielten mit Hämatoxylin-Eosin, Wurzel- und Mikroprothallienschnitte mit Safranin-Gentianaviolett-Orange G eine zur Untersuchung geeignete Färbung.

Zur Herstellung der körperlichen Bilder der Blätter und Ligulen benutzte ich Handschnitte von frischem und von Alkoholmaterial, die mit einem Gemisch von einem Teil Gentianaviolett in wäßriger Lösung und einem Teil konzentriertem Glyzerin nach der Aufhellung durch Chloralhydrat gefärbt wurden. Zur Herstellung der Spermatozoidenpräparate wurden die Mikroprothallien auf den Objektträger in eine dünne Gelatinelösung (etwa 0,1 Blatt in 15 ccm Wasser) gebracht. Die Spermatozoiden schlüpften dann sofort aus und wurden fixiert in Osmiumdämpfen 1—5 Minuten. Danach blieb das Präparat liegen, bis die Flüssigkeit nahezu verdunstet war, ging durch die aufsteigende Alkoholreihe (10% bis zu 70%) und zurück in Wasser zur Färbung.

Um die Geißeln der Spermatozoiden sichtbar zu machen, wurde die Zettnow-Silber-Färbung angewandt. Da das mit allerlei Partikeln durchsetzte Kulturwasser nie ganz zu entfernen war, setzte sich auf dem Objektträger zu viel Silber an ungeeigneten Stellen ab, so daß die Klarheit der Präparate darunter litt. Den besten Erfolg hatte eine 70stündige Färbung mit Gentianaviolett in wäßriger Lösung ohne Gegenfärbung. Zum Entfernen der überflüssigen Farbe wurde sehr schnell abs. Alkohol, dann Xylol-Alkohol 1 : 1 benutzt und das Präparat über reines Xylol in Canadabalsam gebracht.

Zur mikroskopischen Untersuchung stand mir ein Zeiss-Mikroskop zur Verfügung, das mit den Okularen 2, 4, 5, Compens.-Okular 12, den Objektiven A, C, E, $^1/_{12}$ (homog. Immersion) und dem Winkelschen Objektiv G ausgestattet war. Beim Zeichnen wurde ein Abbescher Zeichenapparat benutzt. Die Figuren wurden in großem Maßstabe gezeichnet und photographisch verkleinert.

I. Wurzeln.

Die eingehendsten, aber auch noch unvollständigen Studien über die Wurzeln von Isoëtes stammen von Bruchmann (1874). Die Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen stimmen mit den seinen vollkommen überein. Bruchmann gibt in der Hauptsache Längsschnittbilder. Seine Fig. 17 zur Bildung der ersten Wurzel beim Embryo kann ich nicht ergänzen, da ich keine entsprechenden Stadien erhalten habe. Die Figg. 15, 16, 17 geben jüngere Embryonen wieder, deren Wurzelquadrant noch nicht so weit differenziert ist, daß man erkennen könnte, wie die Wurzelbildung vor sich geht. Doch habe ich mit Fig. 5, Taf. I, die einen Längsschnitt durch die zweite Wurzel eines Embryo zeigt, ein Stadium bekommen, das vor Bruchmanns Fig. 18 einzuschalten wäre. Ich wende zur Erklärung seine Bezeichnungen an.

Doppelt schraffiert ist die Plerom-Initiale *pli*; oberhalb von ihr ist das Plerom schon deutlich zu erkennen (einfach schraffiert). Ihm vorgelagert sind die Periblem-Initialreihen *pbi*. Die eine liefert die innere Rinde *ir*, die andere die äußere Rinde *ar*. Die innere Rinde ist mit Ausnahme der Initialzellen schon zweischichtig; die äußere ist einschichtig. Sie wird umgeben vom Kalyptrodermatogen *kd*, wie Bruchmann die Schicht nennt, die durch tangentiale Teilung die Wurzelhaubenschichten abgibt und die punktiert gezeichnet ist. Die sechs im Schnitt getroffenen Zellen der ersten Wurzelhaube *wh* sind der äußerste, hell gehaltene Komplex der Wurzelspitze. In diesem Alter ist die Exzentrizität in der Lage des Pleroms noch undeutlich; sie ist aber schon angedeutet in der etwas älteren Wurzel der Fig. 18 von Bruchmann. Zu ihr gehört Fig. 27 (bei Bruchmann) als Querschnitt. Ein Querschnitt einer bedeutend dickeren Wurzel ist dargestellt in Fig. 1. Die Gewebe sind noch wenig differenziert und können deshalb nicht bezeichnet werden. Drei Wurzelhaubenschichten umgeben das Innere. Sie haben sich noch nicht an allen Stellen abgelöst. Innerhalb der Rinde liegt exzentrisch das Plerom, von dem hier erst ein einziges Gefäß *G* deutlich hervortritt. Eine Endodermis ist noch nicht ausgebildet. Die inneren Rindenzellen der einen Wurzelseite haben sich weit häufiger tangential geteilt als die der gegenüberliegenden, dem Stamm zugekehrten Seite der Wurzel. Die Bildung von Interzellularen hat in der Rinde bereits begonnen. Zur Dichotomie der Wurzel bringt Bruchmann zwei Bilder: Fig. 20 und 21. Ich habe dieselben und Stadien zwischen

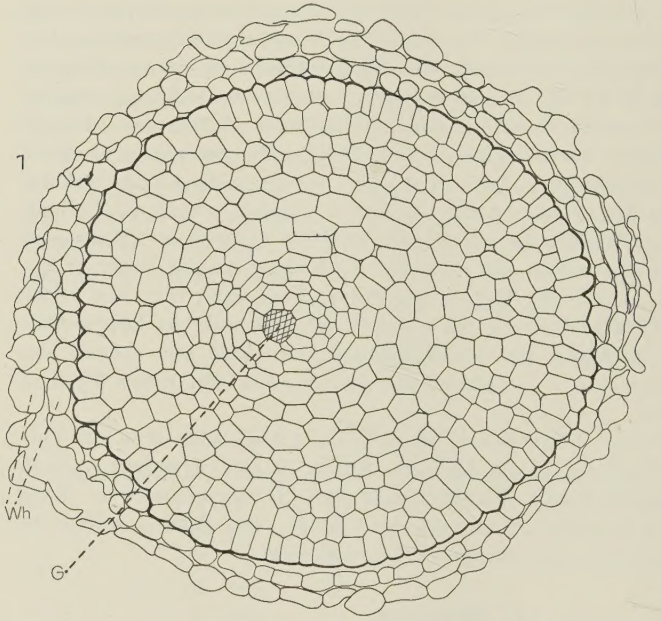


Fig. 1. Querschnitt durch eine Wurzelspitze. *Wh* Wurzelhaubenschichten, *G* Gefäß.

ihnen erhalten. Zu diesen Längsschnitten möchte ich die Querschnittfigur 2 hinzufügen, die auch die schematischen Zeichnungen 8, 9, 10 der Taf. 19 von Nägeli (1868) ergänzt. An der einen Seite (oben auf dem Bilde) hat sich die Wurzelhaube *Wh* noch nicht abgelöst; gegenüber erkennt man, daß die beiden äußeren Haubenschichten die nun geteilte Wurzelspitze noch gemeinsam umschlossen, während die beiden inneren schon den Teilspitzen zugehören. Der Schnitt ist ganz nahe der Wurzelspitze entnommen. Die Endodermis ist auch hier noch nicht ausgebildet, doch ist die Lage des Pleroms durch das große (schraffierte) Gefäß *G* in jeder Teilspitze als exzentrisch gekennzeichnet. Bruchmann sagt

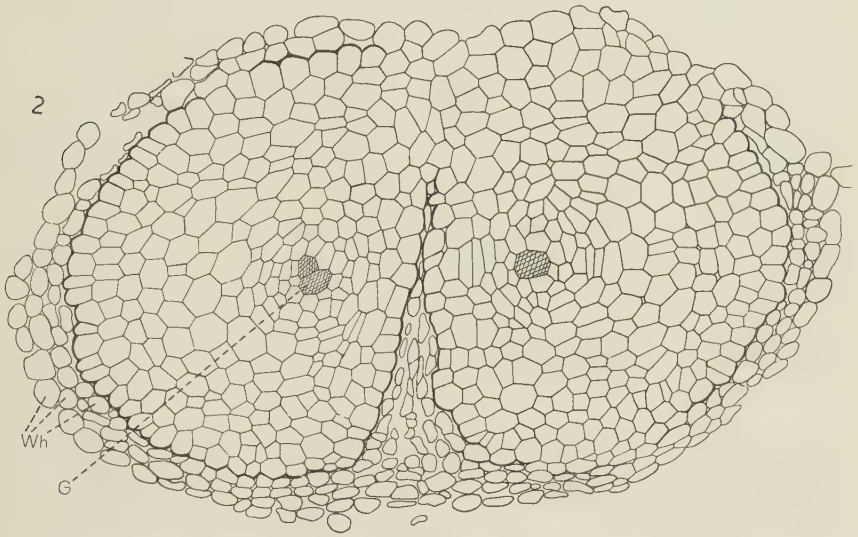


Fig. 2. Querschnitt durch eine dichotom geteilte Wurzelspitze. *Wh* Wurzelhaube, *G* Gefäß.

(S. 562): „Das Plerom liegt auch in dem Scheitel der Wurzel nicht ganz zentral." Die schematischen Wiedergaben bei Nägeli und Leitgeb entstammen Partien, die weiter von der Spitze entfernt liegen. Darauf deutet auch der wohlausgebildete große Interzellularraum in diesen Figuren hin. Man versteht sie, wenn man Fig. 3 der Taf. I betrachtet, auf der der Verlauf der Leitbündel *L* durch punktierte Linien bezeichnet ist. Erst da, wo die Punkte eingezeichnet sind, also in großer Entfernung von der Spitze, sind mit Schrauben und Ringen versteifte, gut ausgebildete Trachëiden zu erkennen.

Einen Querschnitt durch ein vollständig ausgebildetes, ganz exzentrisch gelegenes Plerom stellt Fig. 4, Taf. I dar. Eine Klärung der

feineren anatomischen Verhältnisse, über die die größten Widersprüche herrschen, muß einer besonderen Untersuchung vorbehalten bleiben. Die Gefäße sind mit *G,* die Siebteilelemente mit *S* bezeichnet und punktiert. Das Plerom ist eingeschlossen von der Endodermis *E,* die deutlich durch die in die radialen Wände eingelagerten Casparyschen Streifen erkennbar ist (siehe Mager, 1907, S. 50). Wenige Parenchymzellen der inneren Rinde (*P*) schließen das Plerom gegen den großen Interzellularraum der Wurzel ab. Ihnen sind noch Reste stark deformierter Zellen aufgelagert, die sich mit Orange *G* deutlich färben (in der Fig. 4, Taf. I weggelassen).

Auf Taf. I, Fig. 3 werden durch Kreuze die Zonen angegeben, wo die Wurzelhaarbildung beginnt. Bruchmanns Fig. 19 zeigt eine Flächenansicht eines Teiles der Epidermis einer ersten Wurzel mit den Trichommutterzellen. Diese Zellen sind bedeutend kürzer, fast quadratisch in der Aufsicht zwischen den langgestreckten Nachbarzellen. Nun behauptet Bruchmann (S. 575): „Trichommutterzellen werden vielfach gebildet; die Trichome selbst kommen aber nur spärlich zur Entwicklung." Dieses letztere kann ich in dem Maße nicht bestätigen, da die Pflanzen meiner Kulturen reichlich Wurzelhaare gebildet hatten, wenn auch nicht alle als Trichommutterzellen kenntlichen zu Haaren ausgebildet wurden (siehe auch Mager, 1907, S. 49). Die im technischen Teil erwähnten Kulturen in Nährlösung habe ich nur angesetzt, um Wurzelhaare ganz frei von Erdpartikeln und in allen Stadien zu bekommen. Die wurzelhaarbildenden Zellen treten hervor durch die Menge ihres Inhalts und die damit verbundene starke Färbbarkeit. Auf Taf. I, Fig. 2 a—g ist eine Entwicklungsreihe von Wurzelhaaren wiedergegeben. Die Zellen haben sich etwa auf das Doppelte ihrer ursprünglichen Länge gestreckt; die umgebenden Zellen sind entsprechend gewachsen. Nun beginnt an dem der Wurzelspitze zugekehrten Ende der Zelle das Plasma sich zu sammeln. Die Epidermisaußenwand schiebt sich vor, wie Fig. 2 a—e angeben. Ich fand auch gegabelte Wurzelhaare, wie Fig. 2 f zeigt. Die Haare erreichten in meinen Kulturen eine Länge von etwa 3 mm. Fig. 2 g gibt nur die Basis wieder. Den Kern fand ich meist im Raum der Haarmutterzelle oder an der Grenze zwischen Zelle und Haar.

Fig. 1, Taf. I zeigt einige Zellen der Wurzelhaubenzone einer gut ausgebildeten Wurzel im Längsschnitt, in denen große Eiweißkristalloide *Ek* enthalten sind. In dieser Größe fand ich sie nur in den äußeren Teilen der Wurzelhauben.

Wegen des Verlaufs der Leitungsbahnen möchte ich an dieser Stelle noch verweisen auf den körperlich dargestellten Längsschnitt durch einen Stamm (Fig. 3). Sie sind im Stamm horizontal gerichtet und wenden sich dann plötzlich abwärts in die Wurzeln, an deren Innenseite sie verlaufen. Die erste Anlage der jungen Wurzel ist schräg bis horizontal (Hofmeister, 1855, S. 143) gerichtet, so daß man auf Stammquerschnitten oft gute Längsbilder der jüngsten Wurzeln erhält. Danach wenden sie sich abwärts. Der horizontal gerichtete

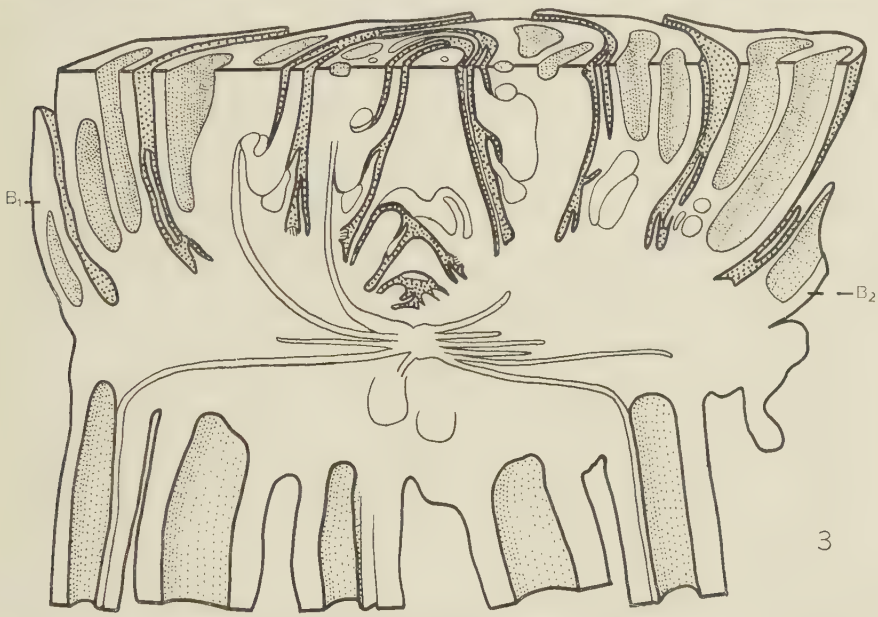


Fig. 3. Knapp einjähriger Stamm mit zweizeiliger Beblätterung. B_1 und B_2 Stümpfe der äußersten Blätter.

Teil der älteren Wurzeln entsteht erst durch das fortschreitende Dickenwachstum des Stammes.

Alle meine medianen Längsschnitte durch den Stamm sind Belege für die Behauptung Brauns (1847): „Die Wurzeln sind Seitenwurzeln einer bloß nicht verlängerten Hauptwurzel“, und für die Ansicht von Lang (1915), daß der „Stamm“ eine Blätter- und eine Wurzelzone hat, für die er klare Schemata gibt.

Wenn Hofmeisters (1855, S. 136) Anschauung zuträfe, daß bei Isoëtes wie bei allen Gefäßkryptogamen sämtliche Wurzeln Adventivwurzeln wären, so müßten ihre Nerven im Bereich der Blattspurstränge verlaufen. Das ist jedoch nicht der Fall. Die Leitungsbahnen der

jüngsten Wurzeln entspringen am tiefsten im „Stamm“ (entgegen Hofmeister, 1853, S. 142), am weitesten vom Sproßvegetationspunkt entfernt. Wie die Blätter an diesem stark gestauchten Sproß zwar sehr dicht, aber doch mikroskopisch deutlich erkennbar übereinander geordnet sind, so sind die Wurzeln in der Wurzelzone untereinander geordnet. Das ergibt jeder mediane Längsschnitt, auch Fig. 3. Es handelt sich um dieselbe Anordnung, wie sie die Seitenwurzeln jeder wohlausgebildeten Hauptwurzel bei Pflanzen zeigen, die höher im System stehen als Isoëtes. An Stelle einer auch makroskopisch sichtbaren Hauptwurzel ist bei Isoëtes eine meristematische Zone vorhanden, die sich nach unten nur minimal um so viel verlängert, als es für die Wurzelanlagen notwendig ist. Da diese Zone die Funktion der Hauptwurzel versieht, gebe ich ihr auch diesen Namen und bezeichne alle aus ihr hervorgegangenen, dichotom geteilten Wurzeln als Seitenwurzeln.

Ich nehme an, daß Isoëtes ursprünglich eine Landpflanze war. Darauf deutet auch das Vorhandensein von Spaltöffnungen (siehe im Abschnitt über das Blatt) hin. Als die Pflanze ins Wasser ging, haben sich auch ihre Wurzelverhältnisse dem neuen Standort angepaßt, und eine vielleicht früher vorhandene Hauptwurzel wurde nicht mehr ausgebildet. An ihrer Stelle blieb nur die oben besprochene meristematische Zone zurück, die die Wurzeln in Seitenwurzelordnung liefert. Da keine Zwischenformen bestehen, Isoëtes im System überhaupt isoliert dasteht, ist es nicht möglich, Näheres über die Beschaffenheit dieser später rückgebildeten Hauptwurzel auszusagen.

Die Exzentrizität der Seitenwurzelquerschnitte ist besonders deutlich zu erkennen an den körperlichen Querschnittbildern Fig. 1 k und l, Taf. II.

II. Sproß.

1. Achse.

Über die Anatomie des Stammes von Isoëtes ist in den letzten Jahrzehnten eingehend von Stokey (1909) bei Isoëtes echinosporum, Lang (1910), Lang (1915) und Weber (1922) gearbeitet worden. Ich möchte das Vorhandene in bezug auf den gröberen Aufbau ergänzen.

Der „Stamm“ ist nicht immer als solcher erkannt worden. Tausch (1819, S. 503) z. B. nennt ihn „Wurzel“. Bischoff (1828, Tab. 9, Fig. 42) gibt einen Längsschnitt, und De Candolle (1828) äußert sich über die jährliche Abstoßung alter „Stamm“teile. Von Mohl (1845) geht als erster näher auf den Stammbau ein. Er findet verschiedene Schichten und sagt (S. 124): „Es unterliegt wohl keinem

Zweifel, daß jede dieser Schichten das Produkt einer jährlichen Vegetationsperiode ist . . ., ein Vorgang, den ich freilich . . . nicht direkt beobachten konnte." „Die innere Masse des Stammes . . . ist blendend weiß, die äußeren Schichten sind braun." „Der kleine zentrale Holzkörper besitzt einen Bau, wie ich ihn noch bei keiner anderen Pflanze gefunden habe. Er besteht nämlich nicht aus gestreckten, in senkrechter Richtung verlaufenden Gefäßen und Zellen, sondern aus einer gleichförmigen Masse kleiner, kurzgliedriger, rundlicher, sehr locker verbundener, große Interzellulargänge und Lücken zwischen sich lassender Schläuche, welche mit unregelmäßigen Spiralfasern und Ringfasern besetzt sind." Später versuchen die Forscher (De Bary 1877, S. 291) zu entscheiden, ob dieser Zentralteil, in den die Blattnerven und Seitenwurzelbündel einlaufen, nur aus den Enden dieser Spuren bestehe oder etwas Selbständiges sei. Bei ganz jungen Stämmen hat es den Anschein, als sei außer den Blatt- und Wurzelbahnen kein eigentlicher Zentralkörper des Stammes vorhanden. Das wird deutlich an der Fig. 3. An älteren „Stämmen", die sekundäres Dickenwachstum durch ein Kambium besitzen, muß notwendig dem „Stamm" ein eigenes Leitungssystem zugesprochen werden. „Die Streckung des axialen Gewebes in Richtung der Länge," führt Hofmeister (1868) aus, „wiegt nur insoweit vor, als erforderlich ist, die trichterähnlich vertiefte Endigung des Stammscheitels," den Vegetationspunkt, „auszustülpen und die jüngeren Blätter sukzessiv auf die äußere Böschung derselben zu versetzen." Hegelmaier (1874) nennt mit Bruchmann den Stamm Rhizom, was insofern Berechtigung hat, als er meist im Erdboden steckt und unterirdischen Achsen dieser Name zukommt. Ich möchte den Ausdruck „Stamm" beibehalten. Hofmeister (1855, S. 138) und Sachs (1874, S. 468) glaubten das Längenwachstum von einer Scheitelzelle herleiten zu können und zwar Sachs von einer so vielschneidigen, wie der Stamm Furchen hat, doch schreibt Goebel (1879), daß bei den „Organen von Isoëtes" sich eine Scheitelzelle nicht nachweisen läßt, was Farmer (1890, S. 39) bestätigt und was auch ich für richtig halte.

Die Längsschnittfigur 3 stellt einen knapp einjährigen Stamm von Isoëtes lacustre dar, der noch typisch zweizeilige Beblätterung aufweist (Querschnitt unter 45° und $^3/_4$ Verkürzung in Parallelperspektive gesetzt). Man sieht den eingesenkten Vegetationspunkt mit den jüngsten Blättern, sieht, wie die nächsten auf einer Böschung — nach Hofmeister — stehen, die dann nach außen wieder abfällt. Von den äußersten Blättern *B1, B2* sind nur Stümpfe vorhanden, die bereits im Verrotten begriffen sind. Bei zwei Blättern, die im Bild genau

median getroffen erscheinen, kann man die Nerven bis zur Ligula verfolgen. Vom Verlauf der Wurzelbündel wurde im Abschnitt über die Wurzel bereits gesprochen. Der junge Stamm ist noch nicht gefurcht, sondern flach nach unten vorgewölbt.

Die Serie körperlich gezeichneter Querscheiben Fig. 1, Taf. II gibt einen reichlich einjährigen Stamm wieder, dessen äußere Blätter zweizeilig und dessen innerste bereits schraubig stehen. Die Figuren sind dadurch entstanden, daß passend ausgewählte, mit dem Zeichenapparat aufgenommene Mikrotomschnitte in Parallelperspektive gesetzt wurden (Winkel von 45° und Verkürzung auf $^2/_3$). Die Scheiben mußten ungleich dick gewählt werden, damit diejenigen Dinge zur Darstellung gelangen konnten, auf die es jeweils ankam. Die Serie beginnt in der Höhe der Ligulen der Blattbasen und endet direkt unterhalb des Stammes bei den obersten Seitenwurzeln. Ich erläutere nun die einzelnen Querscheibenbilder.

Fig. 1 a. Die vier großen Interzellularräume der Blätter sind durch Schattierung als solche kenntlich. Zwischen ihnen ist das Leitbündel angegeben. Jedes Blatt greift mit großen Flügeln um die weiter innen liegenden herum. Bei den Blättern im Zentrum liegen diese Flügel noch nicht in Schnitthöhe (vgl. Fig. 3). Jedem Blatt vorgelagert ist die flache Ligula *L*, deren Spitze hier nur geschnitten ist.

Fig. 1 b. Das zweite Blatt von links zeigt nur drei Interzellularräume, ebenso eins der inneren. Bei ihnen geht der Schnitt durch ein Diaphragma *D*. In dem Abschnitt über das Blatt sind diese Diaphragmen näher erörtert. Für die Blätter, die gerade auf der Böschung stehen, beginnt hier schon die Zone, in der die Ligula *L* in das Blatt eingreift.

Fig. 1 c. Auf der rechten Seite kommt ein Blatt neu hinzu. Die meisten Blätter zeigen keine Interzellularräume mehr. Es ist die Region getroffen, in der bei einigen Blättern die Ligula *L* mit zwei großen knopfartigen Gebilden im Blattgewebe sitzt. Das äußerste Blatt links und zwei weitere innen zeigen diese Knopfgestalt der Ligulabasis im Querschnitt. Zwischen diesen Knöpfen *K* läuft das Blattleitbündel *B*, das in dieser Gegend an Umfang bedeutend zunimmt. Rechts und links grenzen an die Knöpfe Gefäße *G*. Mit der Ligula beschäftigt sich ein besonderer Abschnitt (S. 339). In der Mitte ist noch ein Blatt aufgetaucht, dessen Gestalt aus dem Vergleich seiner Querschnitte in den Fig. c, d und e erhellt. In e und f umgreift es mit schwach ausgebildeten Flügeln ein noch jüngeres.

Fig. 1 d. Das Bild d setzt Fig. c fort und zeigt, wie mannigfaltig die Ligulaquerschnitte sein können. Bei *S* ist die Zone der Sporangienanlage (schraffiert) bereits erreicht. Es ist dasselbe Blatt, das in Fig. 1 b als erstes den Ligulaquerschnitt aufwies und eines der Blätter, die gerade auf der Böschung stehen. Sein Leitbündel tritt ganz nahe an das sporogene Gewebe heran. Sein linker Flügel umgreift ein Blatt, das bei *Sp* den Spalt erkennen läßt, der zwischen Ligula und dem Gewebe gebildet wird, das an der Austrittsstelle der Ligula aus dem Blatt sich ihr an der Basis vorlagert. Sadebeck (1902, S. 762) nennt den Sattel zwischen Sporangium- und Ligulagrube Sella und den nach aufwärts der Ligula anliegenden Rand Labium. Es ist derselbe Blatteil, der nach unten hin das Sporangium hüllend umgibt und dort den Namen Indusium trägt. Die Flügelränder einiger äußeren Blätter (z. B. der linke des äußersten links) stehen nun nicht mehr frei, sondern gehen in das Gewebe des Stammes über. Das wird noch deutlicher in Fig. 1 e.

Fig. 1 e. Bei den beiden Blättern links außen geht der Schnitt durch die Sporangiumanlage, die aber bei so jungen Pflanzen nicht zur Weiterentwicklung kommt. Hofmeister (1855, S. 151) hat reife Sporen erst an vierjährigen gefunden. Die Region der Ligula liegt für die meisten Blätter oberhalb dieser Scheibe. Der bei d besprochene Spalt *Sp* wird auch hier bei zwei Blättern sichtbar. Die Flügelränder gehen immer mehr ineinander und in das Gewebe des Stammes über (*F*). Die Kreise bezeichnen die Blattleitbündel *B*.

Fig. 1 f. Bei den innersten, um den Vegetationspunkt stehenden Blättern ist jetzt die Austrittsstelle der Ligula *L* aus dem Blatt erreicht, bei den sie umgebenden Blättern die Region der Sporangienanlagen *S*. Rechts kommt noch ein heruntergebrochenes Blatt *St 1* hinzu. Links erklärt sich der unregelmäßige Umriß durch die Verrottung des Blattstumpfes *St 2*, dessen Leitbündel bei *B* noch sichtbar ist. Am oberen Rande erscheinen die ersten Unebenheiten *W*, die durch den Austritt der Wurzeln aus dem Gewebe des Stammes entstehen.

Fig. 1 g. Diese Scheibe liegt noch ganz im Bereich des Stammes. Die Blattbündel sind zum Teil auf der Strecke ihres horizontalen Verlaufs *Bh*, zum Teil in der Senkrechten getroffen *Bv*. Die Wurzeln *W* erscheinen jetzt auch am vorderen Rande. Der Vegetationspunkt liegt inmitten der schwach ausgebildeten Flügel des zweitinnersten Blattes *B 2* und des innersten *B 1*, das von den Flügeln des zweiten umgriffen wird.

Fig. 1 h. Es sind nun rings herum noch mehr Wurzeln sichtbar geworden. Zu welcher Seite des Stammes sie gehören, zeigt deutlich die Exzentrizität ihrer Leitbündel. Jede einzelne ist gut durch die nächsten Bilder zu verfolgen. Die auf dieser Scheibe gezeichneten Leitungsbahnen sind, wie ich aus den vorhergehenden und nachfolgenden, hier aber nicht sichtbaren Mikrotomschnitten feststellen konnte, Blattbündel. Wenn durch die Wirksamkeit des Stammkambiums die Blätter nach außen getragen werden, infolge ungleich starker Tätigkeit des Kambiums besonders in zwei Richtungen, vergrößern sich die horizontalen Zonen ihrer Bündel, die sich weiter außen aus dieser Richtung ebenso plötzlich nach oben wenden, wie die Wurzelbündel nach unten. Das veranschaulicht Fig. 3 für beide Arten von Leitungsbahnen.

Fig. 1 i. Die Anzahl der Wurzeln, die das Stammgewebe verlassen haben, hat sich vergrößert. Die Fläche des Stammquerschnitts ist kleiner geworden. Jetzt sind die horizontalen Strecken einiger Wurzelbündel *Wh* sichtbar. In dieser Region befinden sich die Anlagen der jüngsten Wurzeln *Wa*, die wagerecht oder schräg, selten senkrecht gerichtet sind. Im Verlauf ihrer Weiterentwicklung jedoch biegen sie sich abwärts.

Fig. 1 k. Die Unebenheiten zu äußerst rechts gehören noch zu dem Stumpf des heruntergebrochenen Blattes, das in Fig. 1 f auftauchte. Die Wurzelbündel *Wv* sind in dieser Zone senkrecht oder doch fast senkrecht gerichtet, auch die in den Wurzelanlagen *W 1* und *W 2*. Die vor ihnen entstandenen Wurzeln haben bereits den großen Interzellularraum *I* gebildet, aber sich noch nicht vom Stammgewebe losgetrennt. Nur die am Rande liegenden, schon in früheren Schnitten sichtbaren Wurzeln sind gelöst vom Stammgewebe. Von einer der ältesten Wurzeln *W* links, die nicht die Länge später angelegter Wurzeln erreicht hat, ist die Spitze sichtbar.

Fig. 1 l. In der letzten Scheibe ist der äußerste untere Teil der Hauptwurzel *Hw* enthalten. Die meisten Seitenwurzeln stehen nun isoliert. Man sieht deutlich die zur Hauptwurzel hin orientierten Zentralzylinder der Seitenwurzeln. Bei allen bis auf zwei (*W 3* und *W 4*) ist der Interzellularraum gebildet. Bei *W 4* ist gut wahrnehmbar, wie die Wurzel aus dem Stammgewebe heraustritt.

Die nähere Beschaffenheit der Wurzeln ist in dem besonderen Abschnitt über sie geschildert. Bilder und Beschreibungen älterer Stämme finden sich bei Hofmeister (1855) und Lang (1915).

2 a. Blatt.

Blattstellung.

An Fig. 3 ist deutlich erkennbar, daß die junge Pflanze die Blattstellung $^1/_2$ hat. Schon die am Schluß des ersten Jahres angelegten innersten Blätter beginnen mit Schraubenstellung. Diesen Übergang zeigt Fig. 1 a, Taf. II. Über die Blattstellung fand ich Angaben bei Braun (1847), Hofmeister (1855), Campbell (1905) und Goebel (1930). Sie stimmen überein in der Beschreibung, wie die Stellung $^1/_2$ zu $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$ ($^5/_{13}$, $^8/_{21}$ nach Campbell, 1905, S. 553) und höheren Divergenzen übergeht. Goebel (1930) macht besonders darauf aufmerksam, daß man bei mehr als zweilappigen Stämmen „Scharen" von Blättern erkennen könne, so viel Scharen, wie der Stamm Lappen gebildet hat. Um die häufigste Blattstellung, von der natürlich die ganz jungen und auch die viellappigen Stämme abweichen, festzustellen, habe ich sie bei einem möglichst alten zweilappigen, aber rundlichen Stamm an dicken Mikrotomschnitten gemessen, und zwar an den Winkeln, die die Verbindungslinien der Blattleitbündel mit dem Zentrum bilden. Die Werte wechseln; doch ist eine $^3/_8$ nahekommende die am meisten auftretende Divergenzzahl.

Blattbau.

Das Blatt von Isoëtes hat pfriemliche Gestalt, das fertile wie das vegetative. Es ist an der Spitze rundlich, wird weiter an der Oberseite (Bauchseite) abgeplattet, wodurch zwei Kanten entstehen, die an der Blattbasis zu Flügeln ausgezogen sind. Die Mitte des Querschnitts nimmt das einzige Leitbündel ein. Von da aus laufen vier Scheidewände zur Peripherie und schließen mit dieser die vier großen Interzellularräume ein, die unregelmäßig durch ungleich dicke, senkrecht zur Blattlängsrichtung verlaufende Diaphragmen unterbrochen werden.

Den gröberen Bau des Blattes veranschaulichen die körperlichen Figuren 2, 3, 4, Taf. II. Ein vegetatives Blatt Fig. 2 ist in vier Stücken dargestellt. Die Spitze *a* ist nicht angeschnitten. Beim zweiten Stück *b* läuft der Schnitt von der Unter- zur Oberseite des Blattes tangential durch die Interzellularräume. Man sieht die ungleiche Verteilung der Diaphragmen *D*, die durch verschieden starke Streckung von Rücken- und Bauchseite noch deutlicher wird. Es ist einleuchtend, daß das Blatt weniger leicht einknickt, wenn es besonders gut mit Querspanten ausgestattet ist. Im dritten Stück *c* ist der Schnitt etwas mehr median geführt. Er trifft die Scheidewand *S* zwischen den Rückeninterzellularräumen, während er den einen vorderen anschneidet. In diesem Stück geht der runde Querschnitt in den eckigen und leicht geflügelten über.

Beim vierten Stück *d* ist der vordere Flügel zum Teil entfernt, um die Ligula freizulegen. Der Schnitt läuft median und zeigt das Blattbündel, das in der Gegend der Ligula verbreitert zwischen ihren Knöpfen hindurchgeht. Die Blattpartie *Bp* unterhalb der Ligula ist beim vegetativen Blatt sehr kurz. Sie erfährt aber eine mächtige Streckung beim fertilen Blatt (siehe auch Hofmeister 1855, S. 150). Das zeigen die Basen der Sporophylle, die die Fig. 3 und 4 darstellen.

Beim Makrosporophyll Fig. 3 sind die beiden oberen Stücke *a* und *b* median angeschnitten. Darauf deutet der Verlauf des Blattbündels *Bb* in der Schnittebene hin. Der untere Teil ist ein wenig vor der Medianen getroffen und zeigt den Verlauf des Bündels in der Bucht, die im Rücken des Sporangiums liegt. Der Bau der Ligula ist in einem besonderen Abschnitt beschrieben. Sie ist makroskopisch nicht leicht zu trennen vom Leitungsgewebe des Blattes, das sie umgibt. Das Sporangium *Sp* sitzt mit breiter Fläche im Blattgewebe fest. Von einem Stiel kann man nicht sprechen. Es wird rings herum von einem breiten Saum des Blattgewebes umgriffen, dem Indusium *I*. Das Sporangium selbst stellt einen großen Raum dar, in den Trabeculae *T* einwachsen, deren Gestalt auf Taf. II in Fig. 3 sichtbar ist. Sie fächern das Makrosporangium unvollkommen.

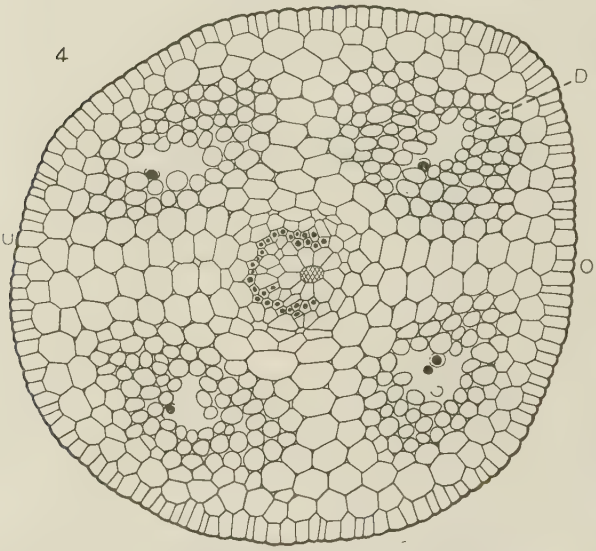


Fig. 4. Querschnitt durch ein junges Blatt. *D* Diaphragmazellen, *O* morphologische Oberseite, *U* morphologische Unterseite des Blattes.

Das Mikrosporophyll hat im Prinzip dieselbe Gestalt wie das Makrosporophyll. Fig. 4 stellt etwas mehr als die halbe Blattbasis dar, d. h. der Längsschnitt verläuft vor der Medianebene. Dadurch wird erreicht, daß das Blattgefäßbündel auf dem Querschnitt sichtbar bleibt.

Auf die Entwicklung der Sporangien im einzelnen gehe ich nicht ein. Sie ist bearbeitet worden von Hofmeister (1855), Tschi-

stiakoff (1873), Goebel (1880/81), Mer (1881), Bower (1894), Smith (1900).

Auch die Anatomie des Blattes ist verschiedentlich studiert worden, doch bedarf sie einiger Ergänzungen. Die Blattquerschnitte Figg. 4, 5, 6 stammen von einem ganz jungen Blatt, in dem die Diaphragmen sich erst bilden. Die großen Trachëiden in der Mitte sind schraffiert. Die Zellen des Siebteils sind durch Einzeichnen der Kerne hervorgehoben. Dadurch tritt der kollaterale Charakter (z. B. Farmer, 1890, S. 48) des Bündels hervor. Die morphologische Unterseite des Blattes ist mit *U*, die Oberseite mit *O* bezeichnet. Diese beginnt bereits, sich abzuplatten, so daß der Querschnitt zwei Ecken erhält. Vom Bündel nach

5

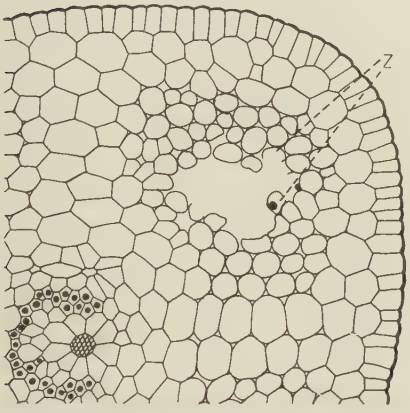


Fig. 5. Querschnitt durch dasselbe Blatt. *Z* in Auflösung begriffene Zellen.

6

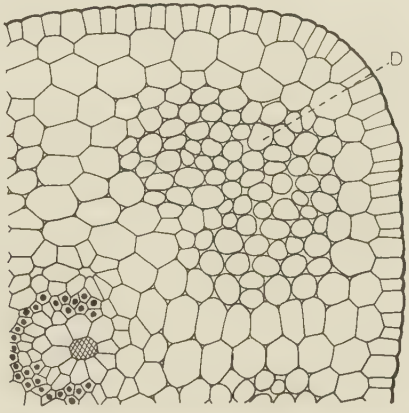


Fig. 6. Querschnitt durch dasselbe Blatt. *D* Diaphragma.

außen verlaufen deutlich sichtbar die großen, gut untereinander verbundenen Zellen der vier Scheidewände zwischen den Interzellularen. Zwar haben auch sie winzige Interzellularräume zwischen sich, doch sind diese im Verhältnis viel kleiner als die zwischen den späteren Diaphragmazellen *D*. Diese runden sich ab und werden Arme zwischen sich bilden, d. h. sie bekommen Schwammparenchymcharakter.

Das Anfangsstadium der Bildung der großen Interzellularen ist dargestellt in den Querschnittfiguren 4 und 5; Fig. 5 enthält einen großen freien Raum, an dessen Rand in Auflösung begriffene Zellen *Z* liegen. Nur bei diesen Zellen sind die Kerne mitgezeichnet. Der freie Raum ist die erste Anlage eines der vier großen Interzellularräume. Fig. 6 zeigt die Zellen, die das Diaphragma *D* bilden werden, abgerundet.

Der Einblick in dieses Stadium wird erst vollständig, wenn die beschriebenen Querschnitte zusammengesehen werden mit den Längsschnitten Figg. 2, 3, 4, Taf. III. Das Übersichtsbild Fig. 2 (tangentialer Längsschnitt) ist ein Beweis für die Behauptung von Pfeiffer (1922, S. 87), daß die Diaphragmenausbildung von oben nach unten fortschreitet. Die oberen Interzellularräume sind schon bedeutend mehr geweitet als die unteren. Die Fig. 3 und 4 veranschaulichen die Ausführungen Farmers (1890, S. 47) und die Anmerkung von Pfeiffer (1922, S. 87) über die Diaphragmenbildung. Die Zellkomplexe *D*, die die Diaphragmen ergeben, sind infolge der Längsstreckung der drei äußeren Zellschichten *V* auseinander gerückt. Dies ist bei Fig. 4 noch in geringerem Maße der Fall als bei Fig. 3. An manchen Stellen ist zu erkennen, wie die Diaphragmazellen aneinander gesessen haben. Sie bleiben nicht alle erhalten, sondern einige äußere (obere und untere) werden aufgelöst (*Z*).

Fig. 1 veranschaulicht die beginnende Interzellularenbildung in einer jungen Blattspitze. Das Leitbündel reicht nicht so hoch hinauf, als daß es noch zu sehen wäre. Dieses Bild ist als medianer Schnitt außerdem ein Beweis dafür, daß das Blatt von Isoëtes keinerlei Scheitelzelle an der Spitze aufweist, wie schon Hofmeister (1855, S. 135) angibt. Das Wachstum ist basal und erlischt an der Spitze zuerst. Die Spitzen sterben sehr bald ab, doch liegt keine Hydathodenbildung dabei vor. Es gibt bei Isoëtes keine Guttation, wie ich durch lange Beobachtung an gut erhaltenen und auch an absterbenden Blattspitzen junger Pflanzen festgestellt habe, die 0,5—1 cm über die Wasseroberfläche in wasserdampfgesättigten Raum hinausragten.

Fig. 5 gibt einen Teil eines vollständig ausgebildeten Diaphragma körperlich dargestellt wieder. Die Epidermis *E* des Blattes liegt rechts; das Leitbündel ist links zum Teil zu sehen, dazwischen spannt sich die vertikale Scheidewand *S*, die in der Höhe der Schnittoberfläche nach hinten an einen Interzellularraum, nach vorn an das Diaphragma *D* grenzt. Der horizontale Schnitt geht durch die oberste ganz durchgehende Schicht der Diaphragmazellen. Diese sind kleiner als die sie umgebenden Zellen und mit fünf bis sieben Armen ausgestattet. Sie liegen zu zwei bis sechs Zellen übereinander, je nachdem sie von den Zellen des darüber- und des darunterbefindlichen Diaphragma gelöst sind, und zwar so, daß die Interstitien *I*, wie De Bary (1877, S. 227) die kleinen Interzellularen zwischen den Diaphragmazellen nennt, einen durchgehenden Kanal ergeben. Die Zellen bilden nur nach den Seiten Arme. Nach oben und unten sitzen sie mit breiten Flächen aufeinander.

Spaltöffnungen.

Für Isoëtes lacustre und echinosporum, die allein im Titisee vorkommen, aus dem mein Material stammt, wird übereinstimmend von allen Forschern erklärt, daß sie keine Spaltöffnungen besitzen. Wenn die erwähnten Feststellungen tatsächlich zuträfen, dürfte ich an keiner Spaltöffnungen finden. Die Blätter einer jungen Pflanze aus meinen Kulturen, von der ich annehme, daß es Isoëtes echinosporum gewesen ist, hatte ich mit Chloralhydrat aufgehellt und die Luft aus ihren Interzellularen durch Erwärmen zum Teil entfernt, danach mit Gentianaviolett in wäßriger Lösung und Glyzerin conc. (1 + 1) gefärbt. Dabei fand ich Spaltöffnungen in sehr geringer Zahl, wie Fig. 6, Taf. I zeigt, über den großen Interzellularräumen. Fig. 7 a derselben Tafel gibt ein mittleres Blattstück wieder, auf dem durch $\times$ und $\times\times$ zwei Spaltöffnungen bezeichnet werden, die in den Fig. 7 b und c in der Aufsicht stärker vergrößert sind. Mit oo in Fig 7 a ist eine Spaltöffnung in der Seitenansicht gekennzeichnet; dieselbe vergrößert in Fig. 7 d oo. Die Luftblasen *Lu*, die nicht ganz entfernt werden konnten, machten mich durch die Spitze *S*, die sie zur Epidermis hin hatten, auf die Spaltöffnungen aufmerksam. Obwohl ich bei den jungen Blättern von Isoëtes lacustre lange suchte, fand ich dort keine. Bei älteren Blättern von Isoëtes echinosporum, die ich auch vergeblich auf Spaltöffnungen prüfte, dürfte sich der Mißerfolg aus der inzwischen eingetretenen Streckung des Blattes und dem damit verbundenen Auseinanderrücken der wenigen Spaltöffnungen erklären, während sie bei dem besprochenen jungen Blatt geöffnet waren.

Bei Engelmann (1881, S. 273) findet sich folgende Bemerkung: „Without any stomata are only I. lacustris, I. pygmaea and I. Tuckermani (submerged species). The typical European I. echinospora also belongs here, but the different American forms of this species must be classed among the next, though some of them have only very few stomata, often difficult to make out.“ Nach meinen Beobachtungen möchte ich behaupten, daß auch die mitteleuropäische I. echinosporum Spaltöffnungen — wenn auch nur sehr wenige — hat und sich darin von der amerikanischen Form nicht unterscheidet.

Ligula.

Wie sehr die Botaniker sich bemüht haben, über die morphologische und physiologische Bedeutung der Ligula für die Pflanze zur Klarheit zu kommen, beweisen schon die vielen Namen, die ihr gegeben worden sind: Schuppe, die in das Gebiet der Nebenblätter gerechnet

wird, Spreublatt, Deckblatt, Lingula, Ligula. Ich möchte zuerst auf Gestalt und Anatomie dieses Gebildes, danach auf seine Funktion eingehen.

Aus einer größeren Zahl aufeinanderfolgender Blattschnitte könnte man die Gestalt der Ligula rekonstruieren. Am leichtesten überschaut man sie, indem man sie aus dem Blattgewebe herauspräpariert, dem ihre Basis eingefügt ist, sie aufhellt mit Chloralhydrat und dann mit der schon erwähnten Gentianaviolett-Glyzerinmischung färbt. Auf diese Weise konnte ich die schematischen Figg. 8, 9 a, 10, Taf. I herstellen. Sie zeigen deutlich den flachen herzförmigen Teil, der der Blattoberfläche vorgelagert ist, und die Basis, die gleich zwei dicken Knöpfen *K* in das Blatt eingreift. Der Querschnitt Fig. 9 b, der in der Richtung des Pfeiles (Fig. 9 a) geführt ist, vervollständigt das Bild. Zwischen diesen Knöpfen hindurch läuft das Blattleitbündel *B*, Fig. 10, das an dieser Stelle recht voluminös ist, sich nach oben und unten aber verjüngt. An die Knöpfe der Ligula treten trachëidale, durch Ringe und Schrauben versteifte Elemente des Blattes heran, wie sie auch im Innern des Stammes zu finden sind. Die äußerste Schicht des Blattgewebes, die direkt an das Ligulagewebe angrenzt, ist kleinzellig und mit Casparyschen Streifen ausgestattet (siehe z. B. Mager, 1907, S. 51).

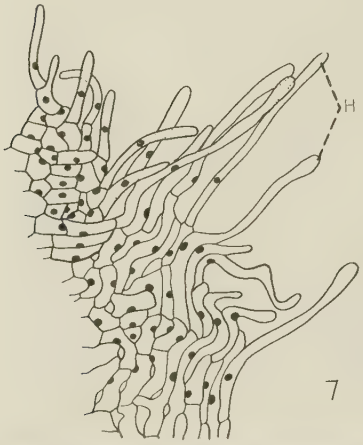


Fig. 7. Aufsicht auf den Rand der Ligulafläche. *H* zu Haaren ausgewachsene Randzellen.

Das Gewebe der Ligulaknöpfe ist festgefügt, während die herzförmige Fläche lockerer aufgebaut ist. Beide Teile enthalten weder Chlorophyll noch Stärke (Sadebeck, 1902, S. 763). Der Querschnitt der Ligulafläche an der Stelle, wo die Basis im Blattgewebe sitzt (Fig. 6, Taf. III), zeigt, wie reich an Interzellularen sie ist. Das Gewebe ist beinahe schwammparenchymatisch. Die Zellen sind durch Arme untereinander verbunden. In der Zeichnung habe ich die tieferliegenden Zellen schattiert. Das rund sieben Zellschichten umfassende Gewebe dieser Zone geht zum Rande und höher hinauf in ein dünneres (Fig. 7, Taf. III) über, bis es an der Spitze und an den seitlichen Rändern einschichtig wird. Die Randzellen *H* sind zu Haaren ausgezogen, wie das Aufsichtsbild Fig. 7 zeigt. Diese „Haare" besitzen dieselbe leichte Färbbarkeit wie die Wurzelhaare. Mit wäßriger Eosinlösung färben und

entfärben sie sich sehr schnell. Ich mußte deshalb, um überhaupt etwas vom Eindringen der Farbe wahrzunehmen, die Schnitte in Paraffinöl ansehen. Die Ligula hat, wie auch Mager fand, keine Cuticula wie das Blatt. Der Assimilation kann sie nicht dienen, da sie kein Chlorophyll besitzt. Sie eilt in ihrer Entwicklung dem Blatt voraus und stirbt — besonders an der Spitze — bald ab. Die Ligula des fertilen Blattes ist sehr viel größer als die des vegetativen. Wäre sie ein schleimabsonderndes Organ, wie Schilling (1884) und Weber (1922), auch Farmer, Scott und Hill angeben, so müßte der Schleim außerhalb der Zellen zu finden sein. Zarte Gewebe von untergetauchten Wasserpflanzen sind häufig von Gallerte umgeben, die nicht als solche aus den Zellen ausgeschieden wird, sondern durch Vergallertung der äußersten Membranschichten entsteht. Goebel (1893, S. 232) sagt, dies betreffend, daß Schleim oft an Stelle der Cuticula den Überzug junger Teile bilde. Auf der Oberfläche der Ligula ist nach meinen Untersuchungen kein Schleim vorhanden.

Seyd (1910) hat durch sorgfältige Versuche nachgewiesen, daß die Ligula von Selaginella (S. 18) Aufnahmeorgan ist. Weber (1922, S. 238) schließt aus der Struktur der Ligula von Isoëtes, daß sie Aufnahme- oder Abgabeorgan sei. Grenda (1926, S. 290) behauptet, daß die Ligula bei den Isoëtaceen nur Abgabeorgan sei, bringt aber keine Beweise dafür. Ich habe mich mit vielen und verschiedenen Versuchen um die Feststellung der Funktion der Ligula bemüht, bin aber zu keinen, mich völlig überzeugenden Ergebnissen gekommen.

2 b. Mikrosporenkeimung.

Mikrosporen.

Die Mikrosporen, die die Pflanzen meiner Kulturen 1929 erzeugt hatten, wurden Ende Oktober ausgesät. Sie keimten von der zweiten Hälfte des Dezember bis in die ersten Januartage. Anfang März 1930 erhielt ich aus später ausgesäten Sporen, die ich beim Erneuern der Kulturböden an einigen Pflanzen Ende Februar gefunden hatte, noch einmal Spermatozoiden.

Über die Mikrosporen, ihre Gestalt, ihren Inhalt und ihre Funktion haben die seltsamsten Anschauungen einander abgelöst. Tausch (1819, S. 506) nennt sie „Staub", Bischoff (1828, S. 86) „nackte Brutkörner". Die Frage nach ihrer Funktion ist für beide unlösbar. Mettenius (1850) beobachtet die Keimung und findet die „Spiralfäden". Hofmeister (1855, S. 128/29) beschreibt die äußere Gestalt dann richtig, erkennt die Bauchnaht, die weit vorspringt (von ihm „schneidige

Falte“ genannt), und gibt in seinen Fig. 7 und 8, Taf. 2 gute Abbildungen. Den Vorgang im Innern und das Aussehen der Spermatozoiden hat er infolge der noch mangelhaften Optik seiner Zeit nicht erfassen können. So kommt es auch, daß die Bilder, die Roze (1867, S. 96) und Sachs (1874, S. 461) von den Spermatozoiden zeichnen, nicht zutreffend sind. Aufschluß über die Zahl der Zellen im Mikroprothallium, in dem Millardet und Jurányi nur vier feststellen, gibt Belajeff (1889). Aus seiner Beschreibung geht hervor, daß er richtig beobachtet hat, doch sind seine Figuren nicht einleuchtend genug. Ich knüpfe deshalb bei ihm an und ergänze seine Ausführungen durch Tafeln.

Die Mikrosporen haben die Form von Apfelvierteln. Die Bauchnaht ist die Kante, in der alle vier, mindestens aber zwei und zwei, aneinanderstoßen. Seitlich gesehen ist die Rückenseite stärker gewölbt als die Bauchseite. Nach Belajeff (1885, Spalte 794) sagt Millardet: „Die Sporen haben zwei Häute: eine äußere, Episporium (jetzt als Exospor bezeichnet), welche eine Falte bildet, aus der der Bauchkamm besteht, und eine innere, Endosporium, die in den Kamm nicht hineingeht.“ Das Innere der Spore ist erfüllt vom Zytoplasma, in das der Kern und verhältnismäßig viele Reservestoffe eingebettet sind. Bei der Sporenreife bestehen sie hauptsächlich aus Stärke, die während der Ruheperiode zum großen Teil in Öl übergeht, um bei der Keimung wieder in Stärke zurückgebildet zu werden. Außerdem enthalten die Sporen Eiweiß. Campbells (1905, S. 539) Beobachtung, daß die Sporen kein Chlorophyll bilden, ist zutreffend.

Als erste Wand tritt die kleine uhrglasförmige an einem Sporenende auf. Sie grenzt eine Zelle mit dem Kern *K 1* ab und ist in allen Figuren mit *1 . . . 1* bezeichnet. Darauf folgt die Wand *2 . . . 2*, die in der Nähe von *1 . . . 1* auf die Bauchseite trifft und sich schräg durch die Spore zum Rücken erstreckt. Zu ihr senkrecht steht Wand *3 . . . 3*. Der Komplex in dem Winkel zwischen Wand *2* und *3* auf der Bauchseite der Spore wird das spermatogene Gewebe (vier Zellen) und die beiden Deckelzellen ergeben. Diese werden zuerst gebildet. Durch die Bogenwand *4 . . . 4* wird der Deckel vom spermatogenen Gewebe getrennt, das an keiner Stelle an das Endospor angrenzt. Nun wird der Deckel in zwei Zellen zerlegt durch die Wand *5 . . . 5*, die in derselben Richtung verläuft wie der Bauchkamm des Endospors. Nur ist sie kürzer. Im rechten Winkel zu ihr tritt dann Wand *6 . . . 6* auf, die den spermatogenen Komplex in zwei Zellen scheidet, von denen jede wieder durch eine zu *6 . . . 6* senkrechte Wand *7 . . . 7* in zwei geteilt wird. Jetzt sind vier Spermatozoidmutterzellen umgeben von

vier vegetativen, an die sie angrenzen, und der kleinen in der einen Spitze der Spore. Die fünf vegetativen enthalten Stärke, Öl und Eiweiß. Diese Reservestoffe fehlen in den vier inneren Zellen.

Fig. 8. Entwicklung der Mikrospore zum reifen Mikrothallium, a—p Längsschnitte, q und r Querschnitte. Die Ziffern bezeichnen die Wände nach der Reihenfolge ihres Auftretens. *Bk* geöffneter Bauchkamm des Exospors, D_1 und D_2 die beiden Deckelzellen, *I* Interzellularraum, *K* Kern der Mikrospore, K_1 bis K_5 Kerne der vegetativen Zellen, *Kd* Mutterkern der Deckelzellkerne K_4 und K_5, *Ks* Mutterkern von Ks_1 und Ks_2, die durch Teilung K_6 und K_7, K_8 und K_9 ergeben. K_6 bis K_9 Kerne der spermatogenen Zellen.

Fig. 8 veranschaulicht in Schnittbildern das Auftreten der Wände.

a) Die Spore vor der Verwandlung in ein Prothallium. Der Kern *K* enthält mehrere Nukleoli; im Zytoplasma ist viel Stärke, wenig Öl und Eiweiß vorhanden.

b) Zur ersten Teilung wandert der Kern in die Spitze, in der die erste Wand gebildet wird.

c) Die Wand *1 . . . 1* ist fertig. Die Kerne sind wieder in Ruhe.

d) Es folgt Wand *2 . . . 2*, die das ganze Prothallium durchzieht. Kern *K 2* teilt sich nicht weiter.

e) Wand *3 . . . 3* entsteht senkrecht auf Wand *2 . . . 2* nach der Bauchseite hin. Kern *K 3* wird zum Ruhekern.

f) Die Bogenwand *4 . . . 4* ist in Seitenansicht zu sehen,

g) in der Aufsicht. Der Kern des Deckels ist *K d*, *K s* der des spermatogenen Komplexes.

h) Kern *K d* ist geteilt, die Tochterkerne sind *K 4* und *K 5*. Die Wand *5 . . . 5* ist neu hinzugekommen. Sie ist in diesem Schnitt nicht zu sehen, da sie höher liegt. Vergleiche Wand *5 . . . 5* in Fig. n. Damit ist die Hülle fertig gebildet.

i) Die Figur zeigt Kern *K s* in Teilung;

k) die entstandenen Tochterkerne *K s 1* und *K s 2* und die dabei aufgetretene Wand *6 . . . 6* zeigt Fig. k.

l) Dasselbe Stadium von der Bauchseite aus gesehen.

m) Die Kerne *K s 1* und *K s 2* teilen sich und ergeben *K 6* und *K 7*; *K 8* und *K 9*. Die beiden Wände *7 . . . 7* entstehen. Damit ist der spermatogene Komplex von vier Zellen gebildet. In der weiteren Entwicklung handelt es sich nun um die Umgestaltung der Kerne zu Spermatozoiden. Die Kernsubstanz lichtet sich bei m bereits in der Mitte und tritt an die Peripherie, die sich dann stärker färbt als das Innere.

q) Der Querschnitt q wäre hier einzuschalten, in dem die Kerne beginnen, schraubig zu werden. Die übrigen Bilder veranschaulichen das Reifestadium.

n) Die Spermatozoiden sind in Bildung begriffen. Die Kerne haben in den vier in der Figur sichtbaren spermatogenen Zellen etwa $2\,^1/_2$ Windungen beschrieben (Ansicht von der Bauchseite).

o) Das letzte Stadium seitlich gesehen.

p) Der Blick fällt auf die Deckelzellen (von demselben Objekt wie Fig. n, aber hoch eingestellt). Die Kerne der Deckelzellen sind *K 4* und *K 5*.

r) Dieser Querschnitt zeigt, wie der Bauchkamm *Bk* des Exospors sich geöffnet hat; über den Zellen mit den Spermatozoiden ist der Interzellularraum *I* entstanden. Er wird sich vergrößern; die Deckelzellen *D 1* und *D 2* werden auseinanderweichen, und die Spermatozoiden können ins Wasser hinaustreten.

Fig. 9 gibt ein körperliches Bild des Mikroprothalliums vom Stadium der Fig. 8 f und g. Die Wände und Kerne sind mit denselben Bezeichnungen versehen. Die fünf vegetativen Zellen haben kleinere Kerne (*K 1* bis *K 5*), die sich sehr gleichmäßig färben und ungeteilt bleiben, während der größere Kern *Ks* in der Mitte die vier Kerne der Spermatozoidmutterzellen liefern wird.

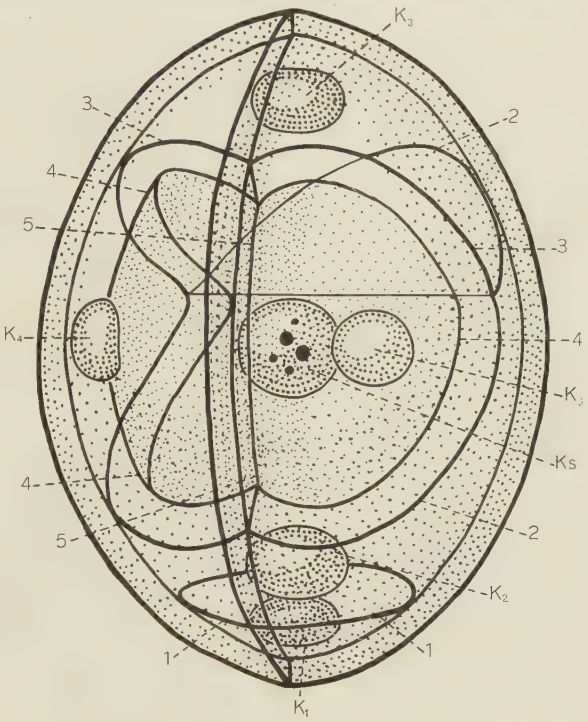


Fig. 9. Die Ziffern bezeichnen die Wände nach der Reihenfolge ihrer Entstehung. K_1 bis K_5 Kerne der vegetativen Zellen, *Ks* Kern des spermatogenen Komplexes. Schema.

Die räumlichen Verhältnisse des Reifestadiums gibt Fig. 10 wieder: Figg. a bis c in der Ansicht vom Bauchkamm, Figg. d bis f von der Seite. Die Bezeichnungen sind wie in den vorigen Beschreibungen gewählt. Fig. a und d stellen Prothallien dar, von denen je ein Viertel entfernt gedacht ist. Bei b und e ist je eine Längs-, bei c und f je eine Querhälfte fortgenommen. Die feinen, gleichmäßig verteilten Punkte bezeichnen Wände, die in der Schnittebene liegen, die dichten feinen Punkte den Schatten der Interzellularräume; die groben Punkte den äußeren Schatten des Prothalliums und in den Figg. d bis f den Schatten innerhalb des aufgesprungenen Exospors *E*. Die Kerne sind nicht eingezeichnet.

Spermatozoiden.

Die Spermatozoiden werden aus den Antheridien in Plasmablasen entlassen, aus denen sie sich durch die Geißelbewegung freimachen. Die Geißeln liegen um den Körper des Spermatozoids, doch können sie auf dem kleinen Raum nicht einzeln wahrgenommen werden. Zuerst befreien sich die vier vorderen Kopfgeißeln, danach die anderen, die hinter den vier vorderen inseriert zu sein scheinen. Die Insertions-

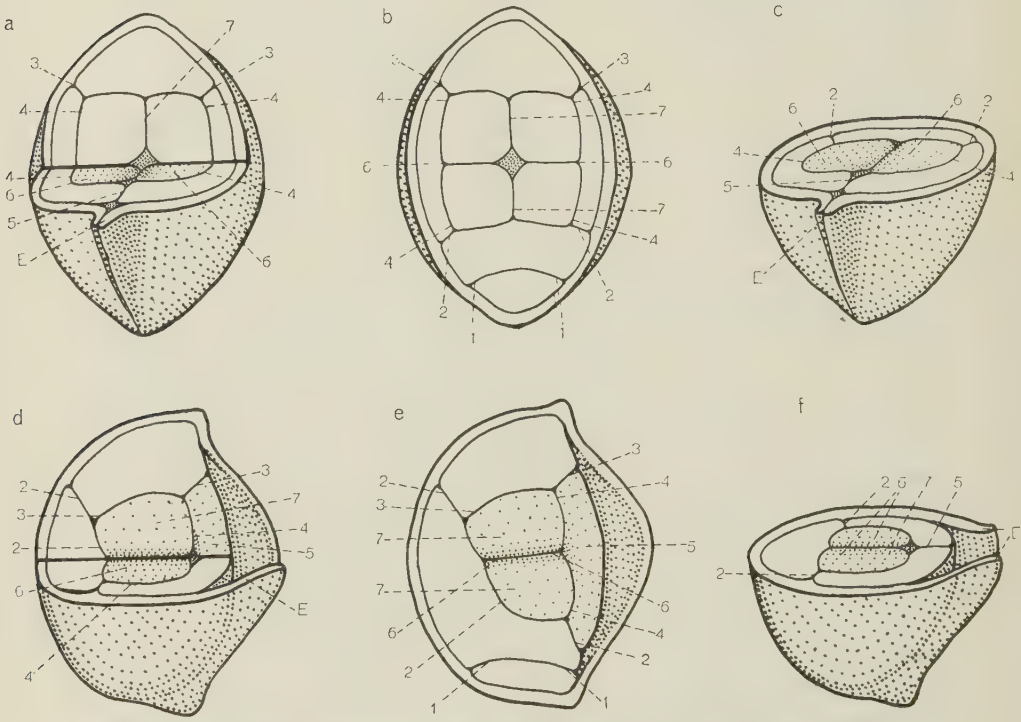


Fig. 10. Die Ziffern bezeichnen (wie in Fig. 8 und 9) die Wände nach der Reihenfolge ihres Auftretens. *E* aufgesprungenes Exospor. Schema.

stellen habe ich nicht deutlich sehen können (Fig. 11; a, b, c); doch sind sie auf die vordere Körperhälfte beschränkt. Die vier vorderen Geißeln sind meist gut zu erkennen. Am lebenden Spermatozoid, das sich in rechtsdrehender Windung langsam durch das Wasser schraubt, sieht man sie dem Körper voranschlagen, während die übrigen — noch etwa 13 — Geißeln, den Körper umgebend, nach hinten gerichtet sind. Da sie mindestens die Länge des Körpers haben, gewunden sind und noch dazu in so großer Zahl auftreten, ist bei der Kleinheit des Objekts die Einzelgeißel schwer zu verfolgen und ihre Insertionsstelle

selten festzustellen. Die Vordergeißeln scheinen hintereinander auf dem vorderen Körperende zu entspringen. Der Körper selbst hat drei bis dreieinhalb Schraubenwindungen. Er schleppt nach dem Freiwerden aus dem Prothallium noch eine Weile zwei Plasmastücke — anscheinend Scheiben — mit sich, *P1* und *P2* in Fig. a und b. Belajeff (1889, S. 122) behauptet, daß aus dem Kern der Mutterzelle der Spermatozoidkörper, aus dem Plasma die Zilien entstehen und daß die Blase der Rest des Zytoplasmas ist. Am Körper entlang zieht sich ein bandartiges, kaum sich färbendes Gebilde, das in Fig. a und b punktiert (*B*) gezeichnet ist und von dem Belajeff (S. 125) sagt: „Das bandartige Anhängsel des spiralig gewundenen Körpers der Isoëtesspermatozoiden

11

Fig. 11. Spermatozoiden. *B* achromatisches Band. P_1 und P_2 Plasmastücke.

entspricht dem spiralig gewundenen Bande bei den Schachtelhalmen und Farnen. Somit stellt bei allen Gefäßkryptogamen der Körper der Spermatozoiden ein achromatisches Band dar (*B* in Fig. a und b), in welchem ein Chromatinfaden oder Körper eingeschlossen ist.“ Fig. 12a und b sind Wiedergaben desselben Objekts; Fig. a zur Zählung der Geißeln mit hinweisenden Punktreihen und Zahlen 1—17 versehen, Fig. b ohne diese. Die Geißeln samt dem Plasmaklumpen *P* haben sich vom Körper gelöst, der schon ein wenig deformiert ist. Das achromatische Band ist nicht mehr zu erkennen. Durch 70stündige Färbung mit Gentianaviolett sind die Geißeln so deutlich sichtbar geworden, daß ich sie einzeln zeichnen konnte. In diesem Fall sind es 17, die alle

der vorderen Körperhälfte angehaftet und sich beim Aufkleben auf den Objektträger abgelöst haben. Es handelt sich offenbar um ein Spermatozoid, das schon abgestorben oder doch sehr erlahmt war, als es in den Osmiumtetroxyddämpfen fixiert wurde.

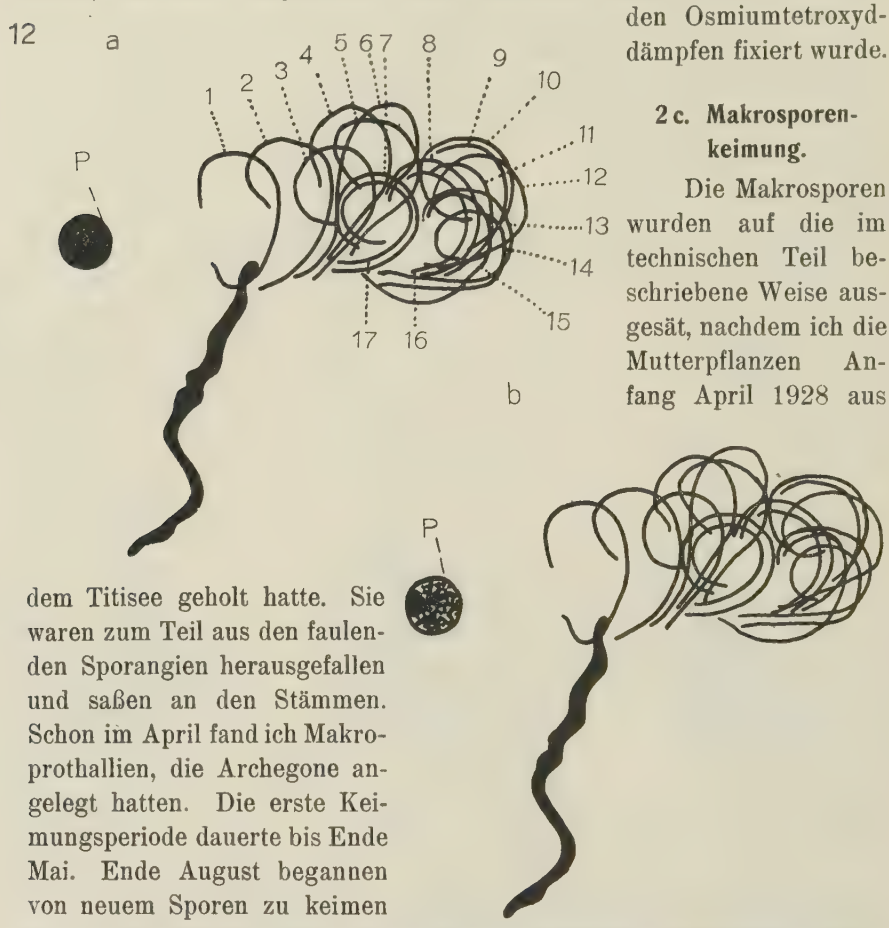


Fig. 12. Spermatozoid mit abgelösten Geißeln, *P* Plasmaklumpen. Abb. a zur Zählung der Geißeln mit Ziffern versehen.

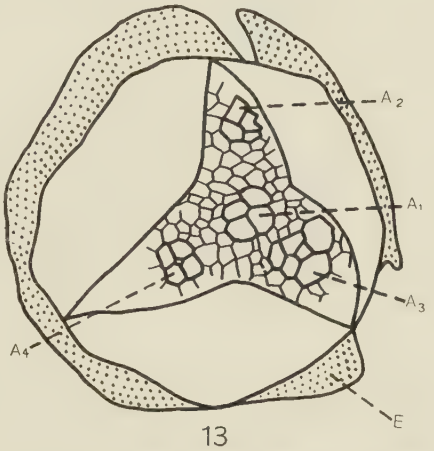
2c. Makrosporenkeimung.

Die Makrosporen wurden auf die im technischen Teil beschriebene Weise ausgesät, nachdem ich die Mutterpflanzen Anfang April 1928 aus dem Titisee geholt hatte. Sie waren zum Teil aus den faulenden Sporangien herausgefallen und saßen an den Stämmen. Schon im April fand ich Makroprothallien, die Archegone angelegt hatten. Die erste Keimungsperiode dauerte bis Ende Mai. Ende August begannen von neuem Sporen zu keimen und in der zweiten Hälfte des November 1928 eine dritte Serie. Einzelne Keimlinge folgten bis zum Juli 1929 nach. Das Wasser wurde nur zum Teil und selten erneuert. Die Kulturen waren mäßiger Helligkeit ausgesetzt.

Gibt man die Makro- und Mikrosporen zusammen in ein Gefäß, so wickeln sich die Makrosporen geradezu in eine Hülle von Mikrosporen ein. An gefärbten Präparaten stellte ich fest, daß die Makrosporen von einer Gallertschicht umgeben sind, in der die Mikrosporen hängen bleiben. Die Befruchtung ist dadurch erleichtert, daß in diesem

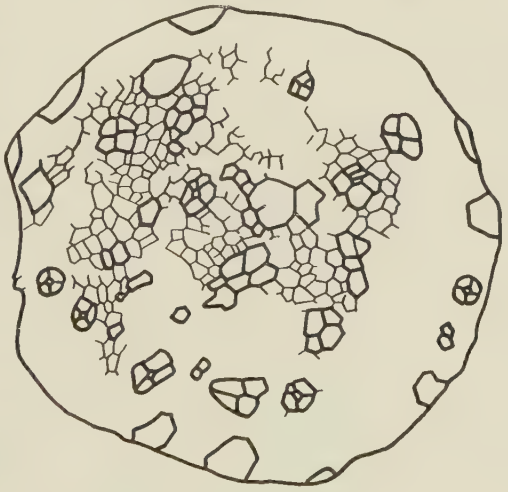
Falle die Spermatozoiden nur eine kurze Wasserstrecke zu durchschwimmen haben, um die Archegonien zu erreichen.

Die Umwandlung der Makrospore zum Makroprothallium ist verschiedentlich beschrieben worden: Farmer (1889), Campbell (1890/91). Meine eigenen Beobachtungen stimmen überein mit denen von Campbell (1890/91) an I. echinosporum. Fig. 13 zeigt die Makrospore mit geplatztem Exospor *E* von oben. Die Wandbildung schreitet von der Spitze zur Basis fort, d. h. von der Stelle, wo die drei planen Flächen sich treffen, mit denen die Makrospore den drei Schwestersporen der Tetrade angesessen hat. An der Spitze entwickelt sich das erste Archegon *A 1*, dessen vier oberste Halszellen deutlich zu erkennen sind. Bald nach Anlage des ersten Archegons werden drei andere *A 2*, *A 3* und *A 4* gebildet unter den drei Spalten des Exospors und dann die weiteren in absteigender Folge, d. h. von der Spitze der Spore zu deren Äquator. Werden die ersten Archegone nicht befruchtet, so bilden sich immer mehr, bis schließlich die ganze obere Hälfte des Prothalliums damit bedeckt ist: Fig. 14 zeigt rund 25 Archegonanlagen. Diese Beobachtung stimmt überein mit einer Angabe von Kienitz-Gerloff (1881, Spalte 786), der 20—30 Archegone als Höchstzahl angibt im Gegensatz zu anderen Forschern. Das Exospor ist abgefallen. Mit Camp-



13

Fig. 13. Makroprothallium. A_1 zuerst angelegtes Archegon, A_2, A_3, A_4 später gebildete Archegone. *E* Exospor.



14

Fig. 14. Altes Makroprothallium mit etwa 25 Archegonanlagen. Das Exospor ist abgefallen.

bell (1890/91, S. 242) kann ich sagen, daß auch das Makroprothallium kein Chlorophyll enthält und auf die Reservestoffe, die es besitzt, angewiesen ist. Wenn diese verbraucht sind, ohne daß sich ein Embryo entwickelt, stirbt es ab. Ich habe immer nur einen Embryo entwickelt gefunden, wenn auch mehrere Archegone angelegt waren.

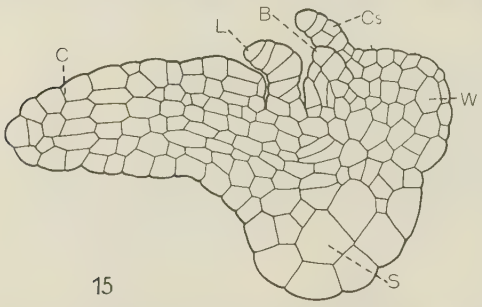


Fig. 15. Junger Embryo. *B* erstes Blatt, *C* Cotyledon, *Cs* Cotyledonarscheide, *L* Ligula, *S* Saugfuß, *W* Wurzel.

Die Reservestoffe des Makroprothalliums sind in der Hauptsache Stärke, dann Öl und Eiweiß, wie beim Mikroprothallium (siehe auch Müller [1848, Stück 16], Hofmeister [1855, S. 157] und Fitting [1900, S. 117]). Daß das Prothallium immer diese, nie die gewölbte Seite nach oben kehrt, erklärt Hofmeister (1868, S. 622) physikalisch: „Nun ist, da der obere Teil des Prothalliums spezifisch leichter ist, stets der Scheitel der Makrospore nach oben gewendet." Ich habe dieselben Schnittbilder der Archegone wie Campbell (1890/91) bekommen und bestätige seine Ergebnisse.

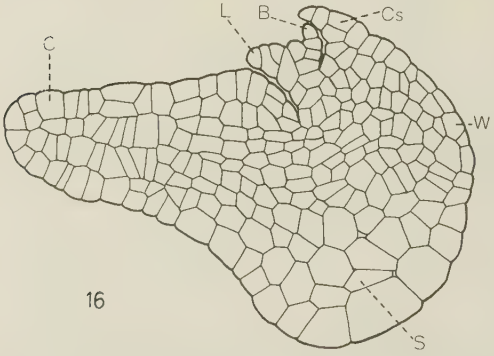


Fig. 16. Embryo, ein wenig älter als der in Fig. 15.

Zur Entwicklung des Embryo gibt es verschiedene Figuren in der Literatur, doch fehlen in allen die genetischen Linien. Es sind auch nicht so viele Stadien in so lückenloser Folge vorhanden, als daß man die Linien finden und einzeichnen könnte. Mir selbst fehlen die jüngeren Stadien, so daß auch meine Embryonenwiedergaben Figg. 15, 16, 17 dieser Linien entbehren müssen. Es gibt bei Hofmeister (1855) und Campbell (1890/91) jüngere und ältere Stadien, zu denen ich Figg. 15, 16, 17 als Zwischenstadien hinzufügen möchte. Die Erklärung der Bezeichnungen ist folgende: C = Cotyledon; Cs = Cotyledonarscheide; W = Wurzel; S = Saugfuß; B = 1. Blatt; L = Ligula. Vielleicht können später einmal die genetischen Linien auf Grund vollständiger Entwick-

lungsreihen und mit Hilfe körperlicher Bilder der jüngsten Embryonen ergänzt werden. Wahrscheinlich werden für den Saugfuß zwei Quadranten des Embryo verbraucht, für die erste Wurzel und den Cotyledon je einer. Der Stammscheitel wird eingesenkt angelegt und ist noch nicht als solcher zu erkennen. Erst in Fig. 17 beginnt die Differenzierung der Gewebe. Die Zellen zwischen Wurzel und Cotyledon haben sich längs geteilt und gestreckt. An dieses Bild würden sich Fig. 2, Taf. 4 und danach Fig. 4, Taf. 4 bei Hofmeister anschließen, wo die ersten Gefäße bereits als solche an der Aussteifung durch Ring- und Schraubenverdickungen zu erkennen sind.

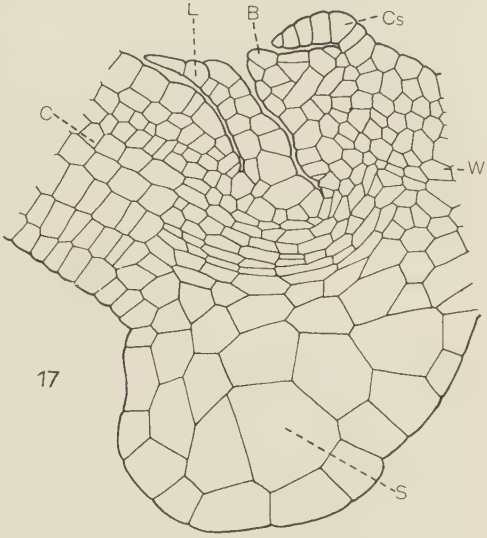


Fig. 17. Embryo, Beginn der Differenzierung der Gewebe.

Fig. 18 zeigt den Saugfuß *S* im Makroprothallium *Pr*. Die Figur ist so stark vergrößert, daß der Inhalt eingezeichnet werden konnte, um zu veranschaulichen, wie

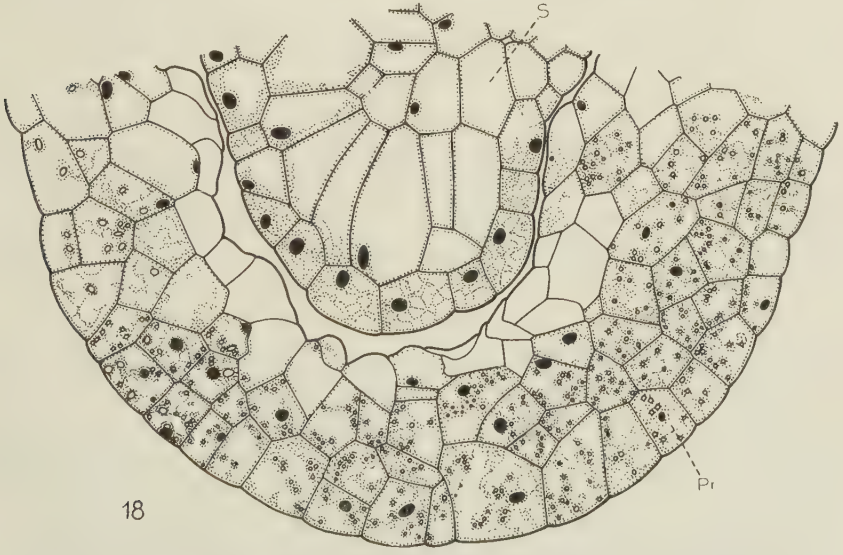


Fig. 18. Saugfuß des Embryo mit umgebendem Makroprothalliumgewebe. *Pr* Prothallium, *S* Saugfuß.

der Embryo die Reservestoffe des Prothalliums verbraucht. Die Zellen, die direkt an den Saugfuß angrenzen, haben schon ihren Inhalt abgegeben. Die äußerste Schicht der Saugfußzellen ist die aufsaugende, während den Zellen, die nach innen an sie grenzen, auch Leitfunktion zukommt. Hofmeister (1855) zeichnet noch verschiedene Entwicklungsstadien älterer Embryonen und junger Pflanzen, deren Reihe dann wieder vervollständigt wird durch den körperlichen Längsschnitt einer einjährigen Pflanze Fig. 3, der im Abschnitt über den Stamm beschrieben wurde.

Zusammenfassung.

I. Wurzel.

Die Längsschnittbilder Bruchmanns durch junge und dichotom geteilte Isoëtes-Seitenwurzeln sind durch entsprechende Querschnittbilder ergänzt. Die Wurzelhaarentwicklung ist verfolgt und dargestellt.

Die Zellen der äußeren Seitenwurzelhaubenteile zeichnen sich durch zahlreiche Eiweißkristalloide vor allen anderen Geweben aus.

Die Gefäßbündel verlaufen in den Seitenwurzeln vertikal. Ihr horizontaler Abschnitt innerhalb des Gewebes der Hauptwurzel entsteht in Verbindung mit dessen sekundärem Dickenwachstum. Aus der Entstehungsfolge der gewöhnlich als Wurzeln bezeichneten Gebilde geht hervor, daß sie Seitenwurzeln einer nicht verlängerten Hauptwurzel sind.

II. Sproß.

1. Achse.

Der Aufbau des Stammes, der unteren Partie der Blätter und der Hauptwurzel ist durch körperliche Darstellung einer in Scheiben zerlegten und einer längs geschnittenen Pflanze veranschaulicht. Die Blattnerven verlaufen in den Blättern vertikal. Ihre horizontalen Abschnitte innerhalb des Stammgewebes entstehen analog denen der Wurzeln.

2 a. Blatt.

Bei der Blattstellung alter Stämme sind Werte, die sich der Divergenzzahl $^3/_8$ nähern, am häufigsten.

Einblick in den Blattbau gewähren körperliche Bilder eines vegetativen Blattes und der Basen zweier fertiler Blätter. Die Anatomie des Blattes und der Blattspitze, insbesondere die Entwicklung der Diaphragmen habe ich untersucht und dargestellt.

Isoëtes (wahrscheinlich echinosporum) hat Spaltöffnungen in sehr geringer Zahl. Die Gestalt und Anatomie der Ligula ist durch Zeich-

nungen erläutert. Die Ligula ist in hohem Maße für wäßrige Farbstofflösungen durchlässig. Sie ist nicht schleimabsonderndes Organ.

2 b. Mikrosporenkeimung.

Die Entwicklung des Mikroprothalliums aus der Mikrospore konnte Schritt für Schritt verfolgt und bis zur Bildung der Spermatozoiden räumlich dargestellt werden. Das Ausschlüpfen der Spermatozoiden ließ sich oft beobachten. Als Insertionsstelle der Geißeln, deren Zahl etwa 17 beträgt, ist die vordere Körperhälfte der Spermatozoiden anzusehen.

2 c. Makrosporenkeimung.

Das aus der Makrospore entstehende Makroprothallium legt zunächst ein Archegon an. Wird dieses nicht befruchtet, so folgen weitere bis zu 20 oder 30 nach. Einige Bilder junger Embryonen erweitern die Reihe der in der Literatur enthaltenen. Durch ein Schnittbild wird belegt, daß der Embryosaugfuß dem Makroprothallium die Reservestoffe entzieht.

Die beschriebenen Untersuchungen über Isoëtes lacustre L. wurden im botanischen Institut der Universität zu Marburg (Lahn) ausgeführt.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. P. Clausen, der mir die Anregung zu dieser Arbeit gab und an ihrem Verlauf mit stetem Interesse teilnahm, spreche ich meinen herzlichsten Dank aus.

Literaturverzeichnis.

Die in der Arbeit benutzte Literatur ist mit * versehen.

*1877 De Bary, A. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.

1911 Beer, R. Studies in spore development. Ann. of Botany, **25**, 199—214.

*1885 Belajeff, W. Antheridien und Spermatozoiden der heterosporen Lycopodiaceen. Bot. Zeitung, **43**, 794—800.

*1889 Belajeff, W. Über Bau und Entwicklung der Spermatozoiden bei den Gefäßkryptogamen. Berichte der dtsch. bot. Gesellschaft, **7**, 122—125.

1897 Bertrand, C. E., Cornaille, F. et Hovelacque, M. Remarques sur la structure des Isoëtes. Bull. Soc. Belg. de Géol., de Paléont. et d'Hydrol., **11**, 484—493.

*1828 Bischoff, G. W. Die kryptogamischen Gewächse. Rhizokarpeen und Lycopodeen, 2. Liefg. 70—96. Nürnberg 1828.

*1894 Bower, F. O. Studies in the morphology of spore-producing members. P. I. Equisetineae and Lycopodineae. Proc. Roy. Soc., London **54,** 172—176.
1908 Bower, F. O. The embryology of pteridophytes. Rep. Brit. Assoc. **78,** Meeting Leicester 1907, 686—687, London 1908.
1908 Bower, F. O. The origin of a land flora. London 1908.
1846 Braun, A. Über die nordamerikanischen Isoëtes-Arten. Flora **29,** 177 bis 180, Regensburg 1846.
*1847 Braun, A. Weitere Bemerkungen über Isoëtes. Flora, **30,** 33—36, Regensburg 1847.
*1863 Braun, A. Isoëtes-Arten der Insel Sardinien. Monatsber. d. kgl. preuß. Akademie d. Wiss. zu Berlin 1863, 554—624. Berlin 1864.
*1874 Bruchmann, H. Über Anlage und Wachstum der Wurzeln von Lycopodium und Isoëtes. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., **8** (N. F. 1), 522—578.
*1890 Campbell, D. H. Die ersten Keimungsstadien der Makrospore von Isoëtes echinospora Durieui. Ber. d. dtsch. bot. Gesellschaft, **8,** 97—100.
*1891 Campbell, D. H. Contributions to the lifehistory of Isoëtes. Ann. of Botany, **5,** 231—258. 1890/91.
1905 Campbell, D. H. Mosses and Ferns. New York 1905, 2. Auflage.
*1828 De Candolle, A. P. Isoëtes lacustris. Organographie der Gewächse (Übers. Meisner, C. F.) **2,** 250—251. Stuttgart und Tübingen 1828.
*1878 Caspary, R. Isoëtes echinospora Durieui in Preußen. Schriften d. phys.-ökon. Gesellsch. zu Königsberg, **19,** 40- 42. Königsberg 1879.
1741 Dillen, M. D. Historia muscorum. Oxford 1741. 540—542.
*1911 Domin, K. Morphologische und phylogenetische Studien über die Stipularbildungen. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, **24,** 117—326.
*1881 Engelmann, G. The genus Isoëtes in North America. Transact. Acad. of Science St. Louis, **4,** 358—390. St. Louis 1886.
1889 Farmer, J. B. Preliminary note in the morphology and development of Isoëtes lacustris L. Ann. of Botany, **3,** 131. 1889/90.
*1889 Farmer, J. B. On Isoëtes lacustris L. Proc. Roy. Soc. **45,** 306—308.
*1890 Farmer, J. B. On Isoëtes lacustris. Ann. of Botany, **5,** 37—62. 1890/91.
*1900 Fitting, H. Bau und Entwicklungsgeschichte der Makrosporen von Isoëtes und Selaginella und ihre Bedeutung für die Kenntnis des Wachstums pflanzlicher Zellmembranen. Bot. Zeitung, **58,** 107—165.
1878 Fliche, M. P. Les Isoëtes des Vosges. Mem. de l'Acad. Stanislas de Nancy, Sér. 4, **11,** 177—202. Nancy 1879.
*1925 Fujii, K. Über die Entlassung der Spermatozoiden von Isoëtes. Flora, Goebel-Festschrift 1925, **18—19,** 115—126.
1862 Gay, J. Une excursion botanique à l'Aubrac et au Mont-Dore principalement pour la recherche des Isoëtes du Plateau central de la France. Bull. soc. bot. de France, **9,** 18—30; 102—113.
*1863 Gay, M. J. Voyage botanique au Caernarvonshire, dans le North-Wales, fait en août 1862, en vue d'une étude particulière des Isoëtes de cette contrée. Bull. soc. bot. de France, **10,** 270—278.
1909 Glück, H. Über die Lebensweise der Uferflora. Englers bot. Jahrbücher, **43,** 104—119.
1924 Glück, H. Wasser- und Sumpfpflanzen. **4,** 22ff.
*1879 Goebel, K. Über Sproßbildung auf Isoëtesblättern. Bot. Zeitung, **37,** 1—6.

*1880 Goebel, K. Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien. I. Bot. Zeitung, **38,** 545—552; 561—571.
1880 Goebel, K. Erwiderung gegen Celakowsky. Bot. Zeitung, **38,** 413—419.
*1881 Goebel, K. Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien. II. Bot. Zeitung, **39,** 681—694; 697—706; 713—720.
*1893 Goebel, K. Pflanzenbiologische Schilderungen. II. Teil, 6. 1. Liefg. Wasserpflanzen. 217—373. Marburg 1893.
*1930 Goebel, K. Organographie der Pflanzen. 3. Aufl., 2. Teil. Jena 1930.
*1926 Grenda, A. Über die systematische Stellung der Isoëtaceen. Botan. Archiv. **16,** 268—296.
1891 Guignard, L. Sur l'existence des „sphères attractives" dans les cellules végétales. Compt. rend. des séances de l'Académie des sciences de Paris. **112,** 539—542.
*1874 Hegelmaier, F. Zur Kenntnis einiger Lycopodinen. Bot. Zeitung, **32,** 481—488; 497—505; 513—524.
*1855 Hofmeister, W. Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen. I. Die Entwicklungsgeschichte der Isoëtes lacustris. Abh. der math.-phys. Klasse der kgl. sächs. Gesellsch. der Wissenschaften. **2,** 123—167.
1863 Hofmeister, W. Zusätze und Berichtigungen zu den 1851 veröffentlichten Untersuchungen der Entwicklung höherer Kryptogamen. Jahrbücher f. wiss. Botanik. Herausg. Pringsheim. **3,** 293.
*1868 Hofmeister, W. Allgemeine Morphologie der Gewächse. Handb. der physiol. Botanik, **1,** Abt. 2, 405—664.
1872 Janczewsky, E. von. Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Archegoniums. Bot. Zeitung, **30,** 440—441.
*1881 Janczewsky, E. de. Études comparées sur les tubes cribreux. Cherbourg 1881.
*1882 Jurányi, L. Über den Pollen der Gymnospermen. Bot. Zeitung, **40,** 843—844.
*1881 Kienitz-Gerloff, F. Über Wachstum und Zellteilung und die Entwickelung des Embryos von Isoëtes lacustris. Bot. Zeitung, **39,** 761—770; 785—795.
1890 Kruch, O. Istologia ed istogenia del fascio conduttore delle foglie di Isoëtes. Malpighia, **4,** 56—82.
*1910 Lang, W. H. On the stock of Isoëtes. Rep. British Assoc. Adv. Sc., Meeting at Sheffield 1910, 784, London 1911.
1915 Lang, W. H. Morphology of Isoëtes. Lancashire and Cheshire Nat. **7,** 406.
*1915 Lang, W. H. Studies on the morphology of Isoëtes. Mem. Proc. Manchester Lit. and Phil. Soc., **59,** 1—56.
*1895 Lignier, O. Sur une assise plissée sous-ligulaire chez les Isoëtes. Bull. Soc. Lin. de Normandie, Sér. 4, **9,** Fasc. 1, 40—46.
*1907 Mager, H. Beiträge zur Anatomie der physiologischen Scheiden der Pteridophyten. Inaugural-Dissertation, Marburg 1907. Bibliotheca bot. Heft 66, Stuttgart 1907.
1889 Marquand, E. D. On the genus Isoëtes. Trans. Guernsey Soc. of Natural Science, 1889.
1907 Marquette, W. Manifestations of polarity in plant cells which apparently are without centrosomes. Beihefte Bot. Centralblatt, Abt. I. **21,** 281—303.
*1881 Mer, E. Du développement des sporanges et des spores dans l'Isoëtes lac. Bull. soc. bot. de France, **28,** 109—113.

*1881 Mer, E. Recherches sur le développement des sporanges stériles dans l'Isoëtes lacustris. Compt. rend. scéanc. de l'Acad. de Paris, **92,** 310—312.
1886 Mer, E. De la formation des bulbilles dans l'Isoëtes lacustris de lac de Longemer. Assoc. franç. pour l'avanc. des scienc. 15 sess. à Nancy. 1. part., 145. Paris 1888.
*1847 Mettenius, G. Über Azolla. Linnaea 1847, 272.
*1850 Mettenius, G. Zur Fortpflanzung der Gefäßkryptogamen. Beiträge zur Botanik, Heft 1, Heidelberg 1850.
*1867 Mettenius, G. Über Phylloglossum. Bot. Zeitung, 1867, 99.
1869 Millardet, M. A. Le prothallium mâle des cryptogames vasculaires. Strasbourg 1869.
*1845 Mohl, H. von. Über den Bau des Stammes von Isoëtes lacustris. Linnaea 1845, **3,** 122—128.
1882 Motelay, L. et Vendryès. Monographie des Isoëteae. Actes de la soc. Linn. de Bordeaux, Sér. 4, **6,** 309—404.
*1848 Müller, K. Geschichte der Keimungen von Isoëtes lacustris. Bot. Zeitung, **6,** 297—304; 313—320; 329—337; 345—354.
*1868 Nägeli, C. und Leitgeb, H. Entstehung und Wachstum der Wurzeln. Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik. 4. Heft, Leipzig 1868.
1923 Palmer, T. C. A monograph of the Isoëtaceae. Amer. Fern Journal, **13,** 89—92.
*1922 Pfeiffer, N. E. Monograph of the Isoëtaceae. Ann. Missouri Bot. Garden, **9,** 79—232.
1876 Piccone, A. Notizie e osservazione sopra l'Isoëtes Durieui. Nuovo Giornale bot. ital. **8,** Nr. 3.
1881 Prantl, K. Untersuchungen zur Morphologie der Gefäßkryptogamen. Verh. d. phys.-med. Ges. Würzburg. Schizaeaceae, Heft 2.
*1867 Roze, E. Les anthérozoides des cryptogames. Ann. des sciences nat. bot. 5, Sér. **7,** 96.
1872 Russow, E. Vergleichende Untersuchungen über Leitbündel-Cryptogamen. Mém. de l'Acad. Imp. des Sciences de St. Pétersbourg, Sér. 7, **19,** 139—140.
*1874 Sachs, J. Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl., 461—475. Leipzig 1874.
1902 Sadebeck, R. Isoëtaceae. Engler u. Prantl: Die natürl. Pflanzenfamilien. I, 4; 756—779.
1886 Schenck, H. Die Biologie der Wassergewächse. Bonn 1886.
1887 Schenck, H. Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Bibliotheca bot. **1,** Cassel 1887.
*1894 Schilling, A. J. Anatomisch-biologische Untersuchungen über die Schleimbildung der Wasserpflanzen. Flora **78,** 280—360.
*1910 Seyd, W. Zur Biologie von Selaginella. Inauguraldissertation. Jena 1910.
*1905 Shibata, K. Studien über die Chemotaxis der Isoëtes-Spermatozoiden. Jahrb. f. wiss. Botanik (Pringsheim) **41,** 561—610.
*1900 Smith, R. W. The structure and development of the sporophylls and sporangia of Isoëtes. Bot. Gazette, **29,** 225—258; 323—346.
1902 Solms-Laubach, H., Graf zu. Isoëtes lacustris, seine Verzweigung und sein Vorkommen in den Seen des Schwarzwaldes und der Vogesen. Bot. Zeitung, **60,** 179—206.
*1909 Stokey, A. G. The anatomy of Isoëtes. Bot. Gazette, **47,** 311—335.

1891 Strasburger, E. Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Histologische Beiträge. III. Jena 1891.
1921 Takamine, N. Some observations in the lifehistory of Isoëtes. Bot. Mag. Tokyo, **35**, 184—190.
*1819 Tausch, J. F. Über Isoëtes lacustris, eine in Böhmen aufgefundene Pflanze. Bot. Zeitung **1**, 501—507, Regensburg 1819.
*1873 Tschistiakoff, J. Notice préliminaire sur l'histoire du développement des sporanges et des spores de l'Isoëtes Durieui Bory. Nuovo Giorn. bot. ital. **5**, 207.
1871 Tieghem, M. Ph. van. Recherches sur la symétrie de structure des plantes vasculaires. Ann. des Scienc. Nat. Sér. 5, Botanique, **13**, 5—314. Paris 1870/71.
*1888 Vines, S. H. On the systematic position of Isoëtes. Ann. of Botany, **2**, 117—123; 223—224.
1930 Wada, B. Mikrurgische Untersuchungen über die Entlassung der Spermatozoiden von Isoëtes. Cytologia, **1**, 286—306.
*1922 Weber, U. Zur Anatomie und Systematik der Gattung Isoëtes. Hedwigia, **63**, 219—262.
1915 West, C. und Takeda, H. On Isoëtes Japonica. A. Br. Transact. Lin. Soc. London. 2. Ser. Botany, **8**, 333—376.
1908 Winkler, H. Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Progr. rei bot. II, 293—454.

Erklärungen zu den Tafeln I—III.

Tafel I.

Fig. 1. Zellen der Wurzelhaubenzone mit Eiweißkristalloiden *Ek*.
Fig. 2 a—g. Entwicklungsreihe von Wurzelhaaren.
Fig. 3. Übersichtsbild einer dichotom geteilten Wurzel. Die Kreuze bezeichnen die Zonen, in denen die Wurzelhaarbildung beginnt. *L* Leitbündel.
Fig. 4. Exzentrisch gelegenes Plerom einer ausgebildeten Seitenwurzel. *E* Endodermis, *G* Gefäße, *P* Parenchymzellen der inneren Rinde, *S* Siebteilelemente (Siebr. punktiert, Leitpar. unpunktiert).
Fig. 5. Längsschnitt durch die zweite Wurzel eines Embryo. *ar* äußere Rinde, *ir* innere Rinde, *kd* Kalyptrodermatogen, *pbi* Periblem-Initialreihen, *pli* Plerom-Initiale, *wh* Wurzelhaube.
Fig. 6. Übersicht über einen Teil eines jungen Blattes von Isoëtes — wahrscheinlich echinosporum — mit Spaltöffnungen über den großen Interzellularräumen.
Fig. 7. a Übersicht über ein mittleres Blattstück zur Darstellung der Lage der in Fig. 7 b, c, d stärker vergrößerten Spaltöffnungen bei ×, ×× und oo. *Lu* Luftblasen, *S* Spitze der Luftblasen.
Fig. 8. Ligula von der Seite gesehen. Schema. *K* knopfartige Gebilde, mit denen die Ligula im Blattgewebe sitzt.
Fig. 9. a Rückenansicht der Ligula. Schema. Der Pfeil deutet auf die Richtung der Schnittführung für den Querschnitt 9 b.
Fig. 10. Ligula mit eingefügtem Blattbündel B. Die kurzen Gefäße im Blattgewebe, die die Knöpfe der Ligula rings umgeben, sind in diesem Schema nicht berücksichtigt.

Tafel II.

Fig. 1 a—l. Serie körperlich gezeichneter Querscheiben durch einen reichlich einjährigen Stamm mit außen zweizeiliger, innen bereits schraubiger Blattstellung, bei den Blattbasen beginnend und endend, wo die Seitenwurzeln austreten. *B* Blattleitbündel, B_1 innerstes, B_2 zweitinnerstes Blatt, *Bh* horizontaler Teil der Blattleitbündel im Stamm, *Bv* vertikaler Teil der Blattleitbündel im Stamm, *D* Diaphragma, *F* Flügelränder der Blattbasen, *G* kurze Gefäße des Blattgewebes, *Hw* Hauptwurzel, *I* Interzellularräume der Wurzeln, *K* Ligula-Knöpfe, *L* Ligula, *S* Sporangienanlagen, *Sp* Spalt zwischen Ligula und Blatt, St_1 und St_2 Stümpfe heruntergebrochener Blätter, *W* Wurzeln, *Wa*, W_1, W_2, W_3, W_4 Wurzelanlagen, *Wh* horizontaler Teil der Wurzelbündel, *Wv* vertikaler Teil der Wurzelbündel.

Fig. 2. Vegetatives Blatt in 4 Teile, a, b, c, d zerlegt.

Fig. 3. Makrosporophyllbasis, Fig. 4 Mikrosporophyllbasis, beide in 3 Teilen a, b, c dargestellt. *Bb* Blattbündel, *Bp* Blattpartie unterhalb der Ligula, die beim fertilen Blatt bedeutend vergrößert ist im Vergleich mit der entsprechenden Partie beim vegetativen, *D* Diaphragma, *I* Indusium, *S* Scheidewand zwischen den Interzellularräumen, *Sp* Sporangium, *T* Trabeculae.

Tafel III.

Fig. 1. Längsschnitt durch eine Blattspitze, Beginn der Interzellularenbildung.

Fig. 2. Übersichtsbild für Fig. 3 und 4. *D* Diaphragma, *V* vertikal sich streckende Zellzüge, *Z* in Auflösung begriffene Zellen.

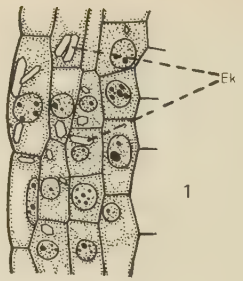
Fig. 5. Körperliche Darstellung eines vollständig ausgebildeten Diaphragma. *D* Diaphragmazellen, *E* Epidermis, *I* Interstitien, *S* Scheidewand zwischen den Interzellularräumen.

Fig. 6. Querschnitt des flächenförmigen Teils der Ligula an der Stelle, wo die Ligulabasis im Blattgewebe sitzt.

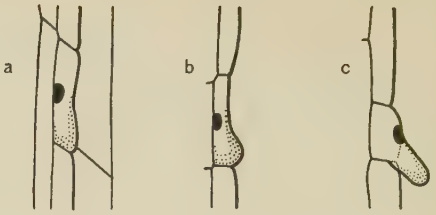
Fig. 7. Querschnitt des Ligulablattes, höher entnommen als der in Fig. 6.

Vergrößerungstabelle.

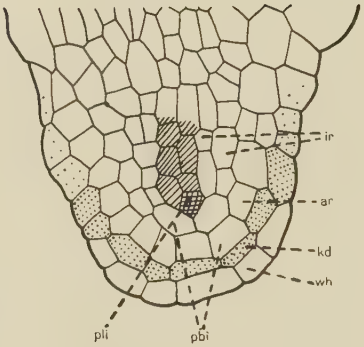
Tafel I.	Figg. 1, 4, 5 260	Textfigg.	11 a—c; 12 a und b . . 990
	Figg. 2, 7 b, 7 c, 7 d . . 54		8 a—r 660
	Figg. 6, 7 a 26		1, 2, 5, 6, 15, 16, 17, 18 195
	Fig. 3 9		4 163
	Figg. 8—10 . . . Schemata		7 139,5
Tafel II.	Figg. 2, 3, 4 15,6		13 und 14 78
	Fig. 1 10,5		3 13,95
Tafel III.	Figg. 1, 3, 4, 5, 6, 7 . 156		9, 10 a—f . . . . . Schemata
	Fig. 2 15,6		



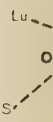
1

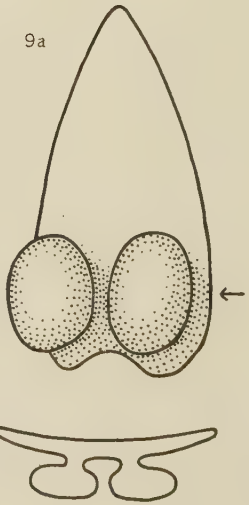


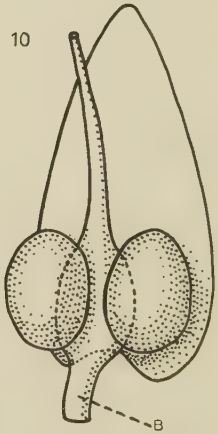
4

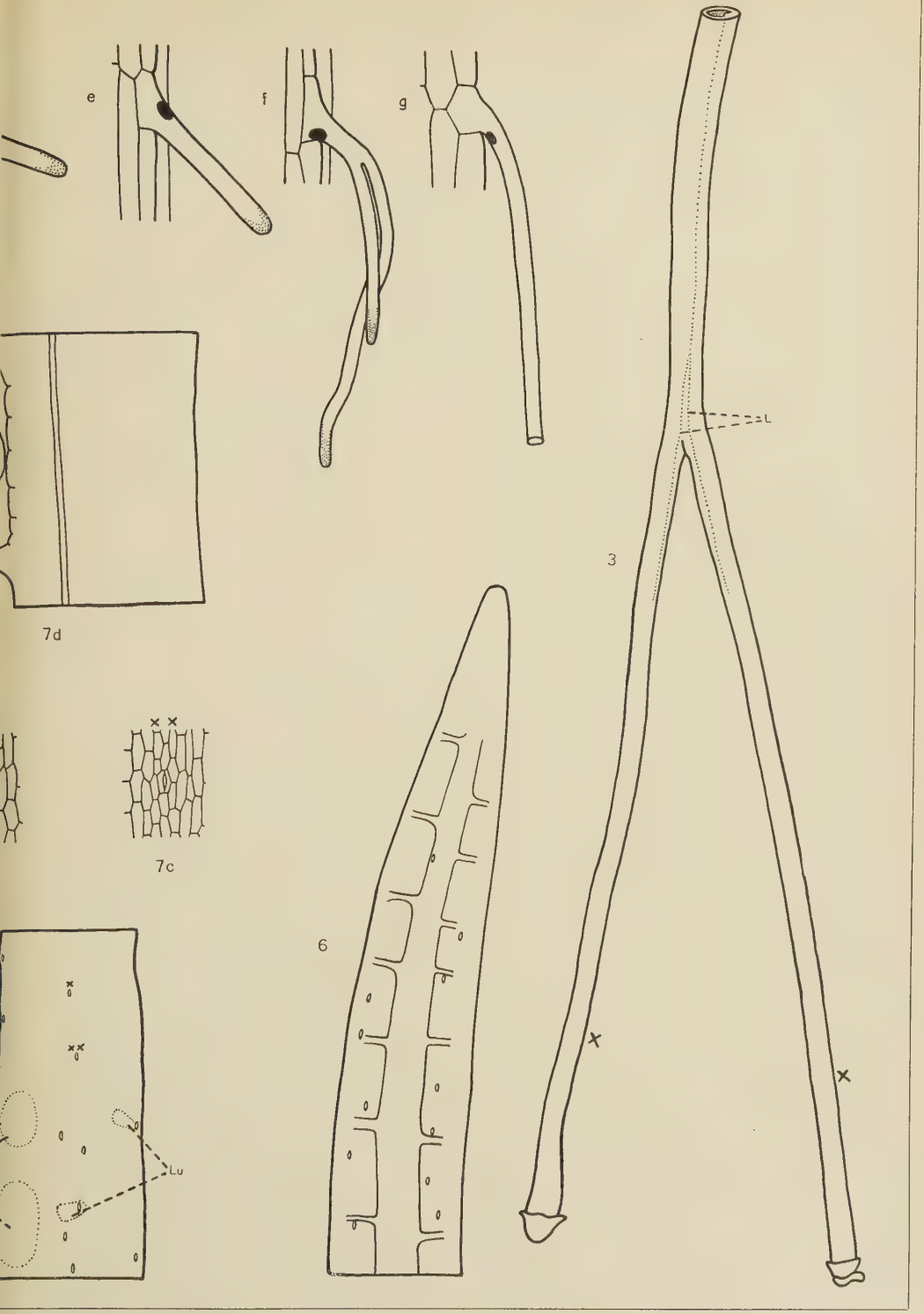


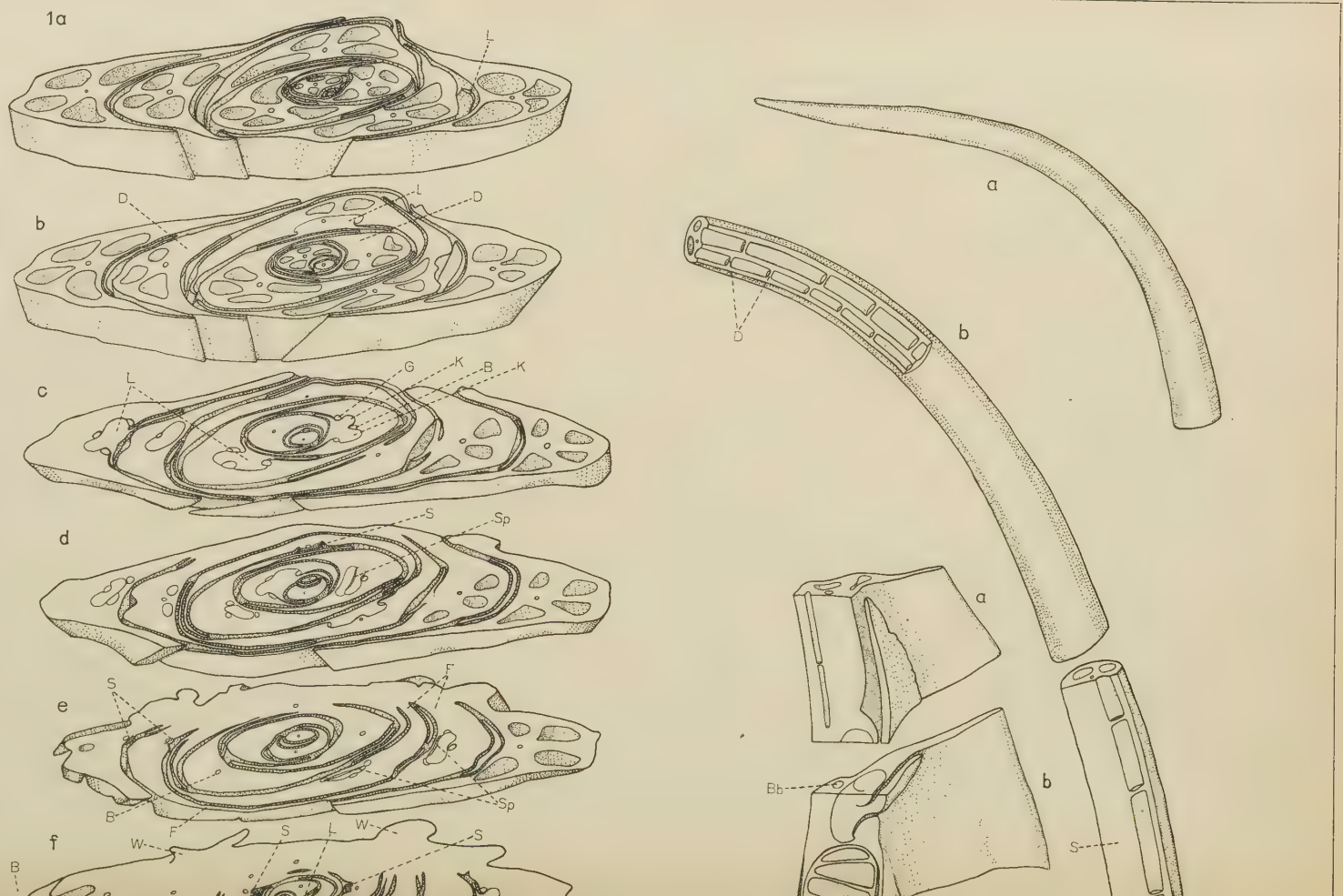
5

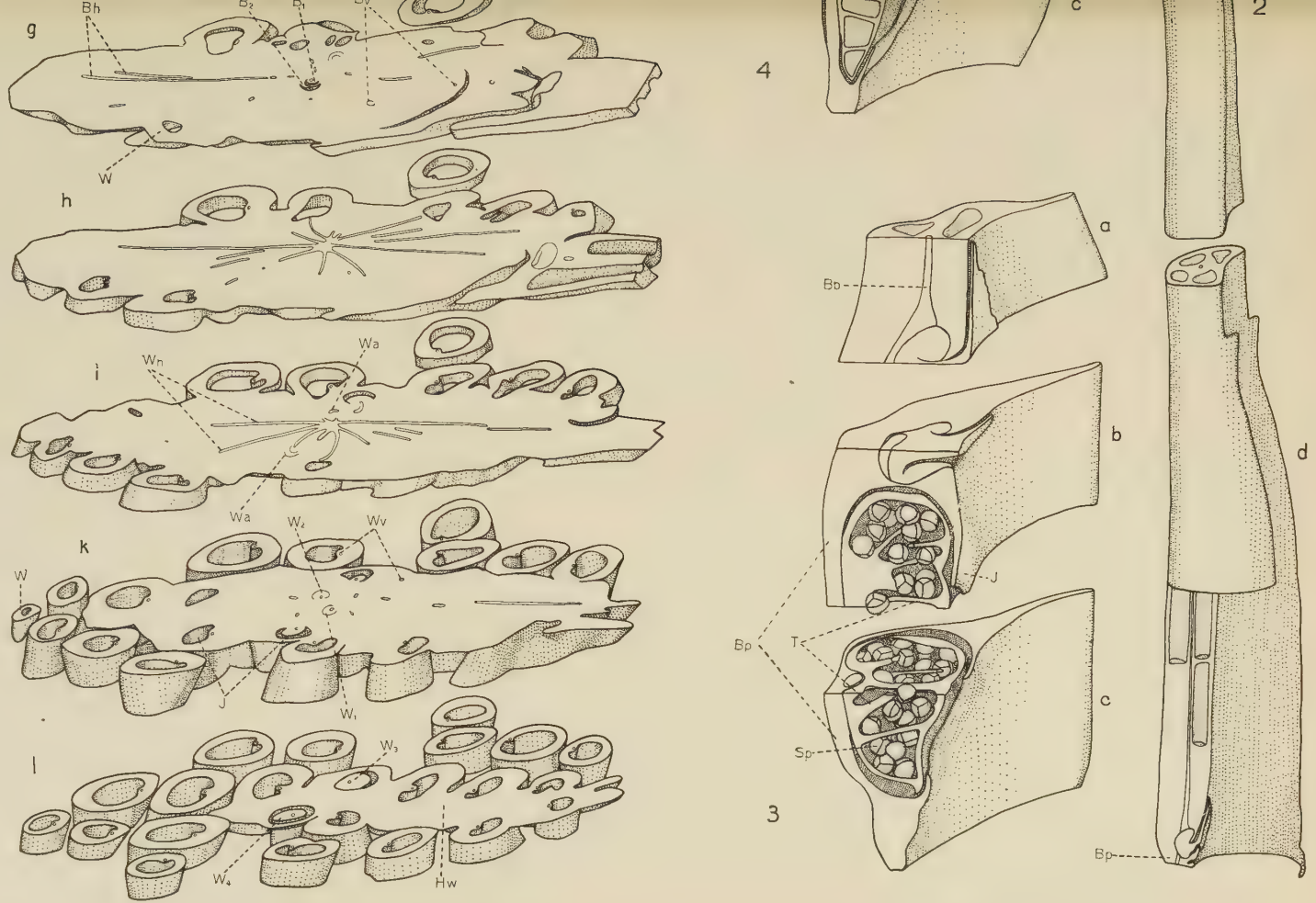


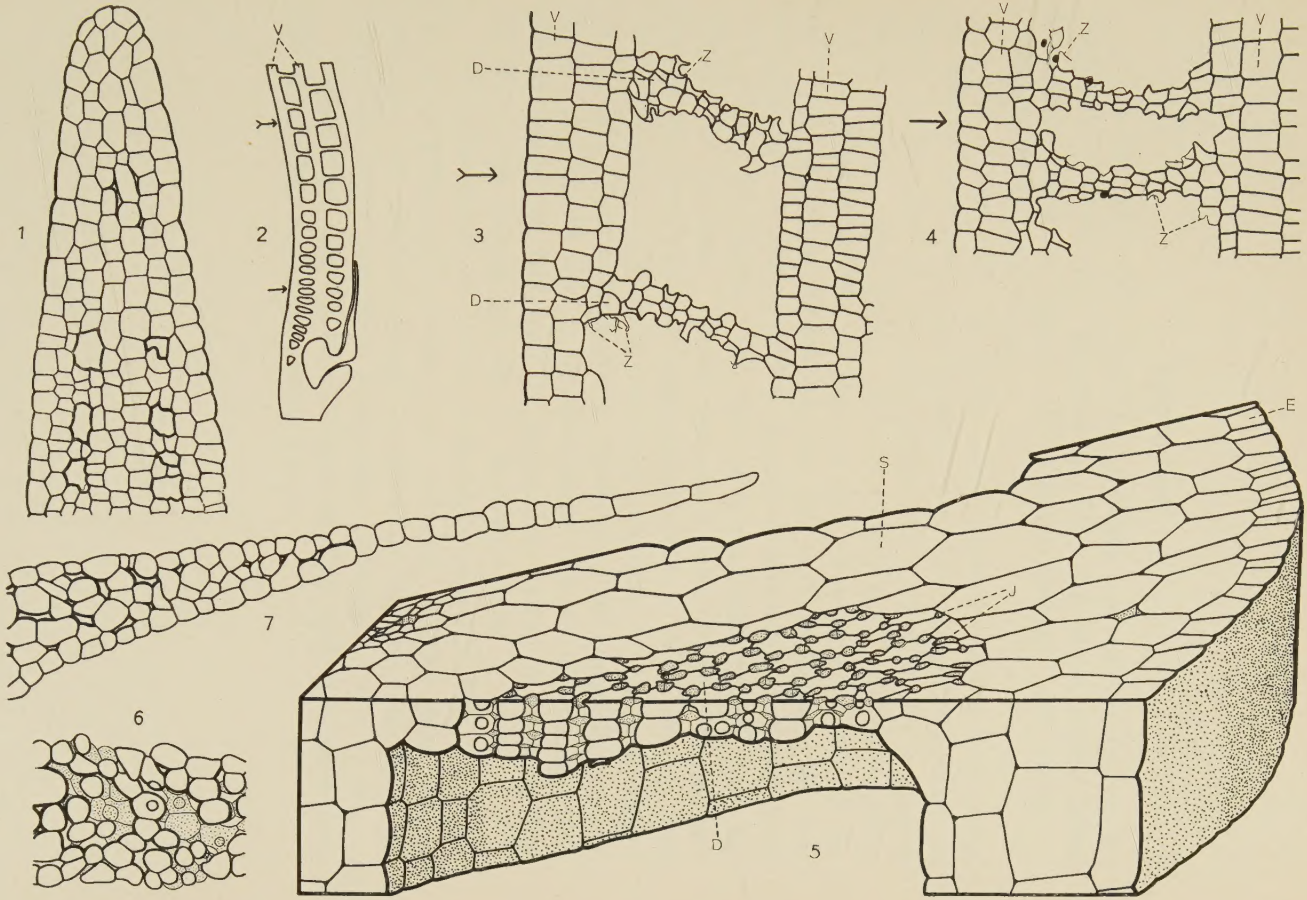





e
f
g
7d
7c
6
3
L
Lu


1a
L
b
D
L
D
c
L
G
K
B
K
d
S
Sp
e
S
F
B
F
Sp
f
W
S
L
W
S
B
a
D
b
a
Bb
b
S


g
Bh
W
h
i
Wn
Wa
k
W
Wa
W₂
Wv
J
W₁
l
W₃
W₄
Hw
4
c
2
a
Bb
b
J
Bp
T
c
Sp
3
d
Bp


1
2
V
3
D
Z
4
5
E
S
J
6
7

Lebenslauf.

Am 28. Febr. 1900 wurde ich, Johanna Liebig, als Tochter des damaligen Stadtsekretärs Reinhold Liebig und seiner Gattin Selma, geb. Halverscheid, zu Hagen i. W.-Eckesey geboren. Ich besitze die preußische Staatsangehörigkeit.

Von Ostern 1906 bis Ostern 1910 besuchte ich die Volksschule, von Ostern 1910 bis zum Herbst 1915 das städtische Lyzeum zu Hagen i. W., das ich krankheitshalber im 2. Tertial der vorletzten Klasse verließ. Von Herbst 1915 bis Ostern 1917 war ich Schülerin einer Haushaltungsschule zu Bonn a. Rh. Von Ostern 1917 ab besuchte ich die beiden letzten Klassen des privaten Lyzeums der Diakonissenanstalt zu Kaiserswerth a. Rh. und anschließend das Oberlyzeum. Dort bestand ich Ostern 1922 das wissenschaftliche, Ostern 1923 das pädagogische Examen. Danach war ich 1 Jahr Lehrerin am privaten Lyzeum der Kaiserswerther Diakonissenanstalt zu Hilden (Rhld.). Zum Sommersemester 1924 bezog ich die Universität zu Marburg (Lahn), um Biologie, Chemie, Mathematik, Philosophie und Geographie zu studieren. Am Schluß des 8. Studiensemesters wurde ich exmatrikuliert und bin seitdem als Hilfskraft am botanischen Institut zu Marburg tätig. Das Rigorosum bestand ich am 12. November 1930.

Meine akademischen Lehrer waren die Professoren u. Priv.-Doz.: Geh. Rat von Auwers, Clausfen, von Haffner, Hagen, Hartmann, Jaensch, Geh. Rat Korschelt, Neumann, Nordhausen, Oertel, Schaefer, Schultze-Jena, Strecker, Tönniges, Weyrich.

Ihnen allen sage ich für das Interesse, mit dem sie meine Ausbildung gefördert haben, herzlichen Dank.